

ARCHIVIO
ZOOLOGICO
ITALIANO

PUBBLICATO SOTTO GLI AUSPICI DELLA
UNIONE ZOOLOGICA

PER CURA
DEL COMITATO DI REDAZIONE

REDATTORE
D.^r Fr. Sav. Monticelli
Prof. ord. di Zoologia nella R. Università di Napoli

VOLUME VI.
CON 12 TAVOLE E 76 FIGURE NEL TESTO

per l'Italia
R. MARGHERI
Libreria Nuova
GALLERIA UMBERTO I
NAPOLI

per l'Estero
OSWALD WEIGEL
Verlag und Kommissions Buchhandlung
KÖNIGSTRASSE 1.
LEIPZIG

NAPOLI
R. TIPOGRAFIA FRANCESCO GIANNINI & FIGLI
Cisterna dell'Olio
1912

INDICE DEL VOLUME VI.

Art. 1. - Cotronei G. - Sulla morfologia comparata del tessuto insulare del pancreas. Sulla questione di un suo equivalente nel pancreas dei Cheloni. - Tav. 1	pag. 1 <i>(Pubblicato il 9 Ottobre 1912)</i>
» 2. - Monti A. - Sopra un caso di ovari diffusi in un triclade, dovuto probabilmente al parassitismo di uno Sporozoo. - Tav. 2.	» 21 <i>(Pubblicato il 10 Ottobre 1912)</i>
» 3. - Monti A. - La rigenerazione degli ovari nelle Planarie. - Tav. 3.	» 27 <i>Pubblicato l' 11 Ottobre 1912</i>
» 4. - Della Valle P. - La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. - Tav. 4-5 con 75 figure nel testo e 9 diagrammi	» 37 <i>(Pubblicato il 12 Ottobre 1912)</i>
» 5. - Stefanelli A. - Sulle espansioni nervose dei peli tattili. - Tav. 6-8.	» 325 <i>Pubblicato il 15 Ottobre 1912</i>
» 6. - Caroli E. - Contribuzioni alla conoscenza dei Collemboli italiani. - I. La tribù degli <i>Achorutini</i> CB. (1906). - Tav. 9-11	» 349 <i>(Pubblicato il 20 Dicembre 1912)</i>
» 7. - Cavazza F. - Esperienza intorno all'effetto del freddo prolungato e dell'ossigeno sulla crisalide della <i>Malacosoma neustria</i> L.	» 375 <i>(Pubblicato il 21 Dicembre 1912)</i>
» 8. - Jacino A. - Intorno al cosiddetto punto nero del <i>Gastropteron Meckeli</i> KOSSE. - Tav. 12 ed una figura nel testo	» 393 <i>(Pubblicato il 21 Dicembre 1912)</i>

Sulla morfologia comparata del tessuto insulare del pancreas. Sulla questione di un suo equivalente nel pancreas dei Cheloni ¹⁾.

Ricerche

del

Dott. Giulio Cotronei

con la tavola 1

Sommario

Introduzione.

Note di Tecnica.

Ricerca del tessuto insulare nel pancreas di *Testudo graeca*.

Deduzioni morfologiche e esame critico della questione dell'essenza del tessuto insulare e la natura dei suoi equivalenti.

Conclusioni.

Introduzione

Lo studio del pancreas dei Rettili ha prodotto negli ultimi anni le più fervide discussioni sulla morfologia e sulla significazione delle isole di LANGERHANS. Dall'esame del pancreas degli Ofidi, il LAGUESSE credette trarre i suoi argomenti più forti per la teoria del « balancement des îlots » poichè è noto come egli ritenga essere nel pancreas degli Ofidi palese l'esistenza di lumi, e la presenza di isole primarie (regione splenica) e di isole secondarie, nate dalla trasformazione di cavità secernenti. In breve, negli Ofidi si avrebbe la prima prova della inversione morfologica dei tessuti, la quale è recisamente negata, anche più recentemente (1905), dal DIAMARE, il quale dichiara di non aver mai trovato nelle vere isole di LANGERHANS l'esistenza di lumi.

¹⁾ Un riassunto di questo lavoro fu comunicato nella tornata del 31 marzo 1911 alla Società dei Naturalisti di Napoli (v. Bibliografia).

Risalendo nell'esame storico della dibattuta e così importante questione, troviamo come i promotori di siffatta discussione sulle speciali isole dei Rettili, siano stati fin dal 1896, il GIANNELLI e il GIACOMINI. Infatti essi dicono (pag. 9): « Interessante è il fatto di aver riscontrato in tutti i Rettili i così detti ilots di LANGERHANS..... Questi ilots, non risultano come è stato descritto nei Mammiferi e negli Uccelli da accumuli di cellule strettamente stipate tra loro, e indistintamente limitate, in alcuni ordinate in cordoni, che possono intrecciandosi dar luogo ad una rete, ma presentano in qualche punto una ben netta struttura tubulare, tanto che si può ritenere essere degli ammassi di tuboli a lume strettissimo, rivestiti da speciali cellule nettamente limitate, le quali per i loro caratteri ben si differenziano dalle comuni cellule pancreatiche ».

M'interessa, per lo scopo del presente lavoro, osservare come il GIANNELLI e il GIACOMINI, mentre per lo studio della struttura dell'intestino danno particolari notizie sull'*Emys europea* e sulla *Testudo graeca*, tra i Cheloni, nessun cenno descrittivo speciale danno del pancreas di tali animali, mentre riferiscono particolari cenni sul pancreas di molti sauri ed ofidi. In un lungo lavoro successivo (1898) il GIANNELLI torna sull'argomento, trattando della struttura microscopica del pancreas di vari mammiferi, però trova modo di dire incidentalmente che gli isolotti si rinvengono non solo numerosi, ma anche assai voluminosi nei rettili, sia nei Sauri come negli Ofidii e nei Cheloni, riferendosi a ciò che già disse in collaborazione col GIACOMINI.

PISCHINGER, nel 1895 (dal lavoro riassuntivo del LAGUESSE) dichiara in linea generale d'aver riscontrato le isole di LANGERHANS in tutte le specie da lui esaminate, anche quindi in una tartaruga, ma poichè non ho potuto procurarmi, al pari di altri studiosi, il lavoro originale, debbo purtroppo dichiarare di non conoscere su quale specie l'autore portasse la sua attenzione: da ciò che si conosce indirettamente si può pertanto arguire che neppure da lui abbiamo cognizioni sufficienti sulle questioni che più ci interessano.

DIAMARE dichiara d'aver osservato fra gli altri Rettili anche il pancreas della *Testudo graeca* e della *Thalassochelys caretta*, ma non aggiunge altro sulla struttura del pancreas in tali animali, mentre invece la studia assai minutamente negli altri Vertebrati.

Il LAGUESSE con una lunga serie di lavori fatti su un gran numero di animali ci ha fatto conoscere molti particolari sulla struttura del pancreas; ma neppure da lui abbiamo notizie sui Cheloni.

Qualche cenno, assai limitato, danno VINCENT e THOMPSON. Questi autori (1907) hanno esaminato due specie di Cheloni: la *Chrysemys picta* e il *Kinosternon pensylvanicum*, dichiarando di avere esaminato diverse regioni del pancreas con svariate fissazioni e colorazioni.

Da principio furono sorpresi di non aver trovato in tali animali nessuna di quelle isole che essi conoscevano nel pancreas di altri animali più alti: « we were astonished at not finding in either animal any islets resembling those we were familiar with in higher animal » (pag. 72, 1907); ma in ultimo scoprirono in certe regioni dell'organo, grosse masse di tessuto, più risaltanti coi reattivi, che non il vero tessuto zimogenico, e anche piccoli gruppi o cellule isolate con tali caratteri; e dichiarano pertanto d'essere in presenza d'un tessuto batieromo come negli Uccelli e nei mammiferi); ritornando sulle loro osservazioni dicono di aver riscontrato anche rarissime isole del tipo leptocromo nel *Kinosternon*, ricordanti quelle descritte dal DIAMARE nella Lucertola; ma nulla di tutto questo nella *Chrysemys picta*; però, gli autori soggiungono, sebbene non abbiano prove sperimentali, che probabilmente soltanto le isole del tipo leptocromo si trasformano in differenti condizioni fisiologiche; in alcune di tale isole hanno trovato lumi ben distinti.

Ma nello stesso lavoro, in appendice, gli autori dichiarano (pag. 98): « Since the above was written, considerable doubt has arisen in our minds as to the real nature and significance of what we have described as bathycrome tissue. » In molti casi gli autori sospettano che il tessuto batieromo non sia che il tessuto zimogenico più o meno modificato dall'azione dei reattivi.

In un successivo lavoro (1908) VINCENT e THOMPSON ritornano sulla *Chrysemys picta*, dove trovano alcune isole in stretta relazione coi dotti, le quali però non si differenziano tanto bene per le loro reazioni, quanto per essere circondate da capillari e per la vicinanza dei nuclei.

Sulla *Testudo tabulata* si limitano a dire che non sono riusciti a vedere con certezza nessuna isola di LANGERHANS: soltanto hanno riscontrato in alcuni condotti escretori due strati di cellule; vi sarebbe quindi una rassomiglianza con quanto negli Elasmobranchi fu constatato dal DIAMARE.

Da questo breve cenno si deduce che in riguardo al tessuto insulare del pancreas dei Cheloni sappiamo poco o niente, ossia qui l'indagine comincia con

la domanda: se un tessuto insulare esiste; e si coordina con molte altre questioni, sopra tutto tenuto conto della complicità morfologica che in molti organi si riscontra nei Cheloni rispetto agli altri Rettili.

Il Prof. DIAMARE ha messo a mia disposizione un pancreas di *Thalassochelys caretta*, da lui fissato in liquido di ZENKER da un animale avuto vivente alla stazione zoologica di Napoli. Come materiale da studio che meglio mi s'è prestato e che ho avuto in grandissima abbondanza mi son servito della *Testudo graeca*; ho poi esaminato anche l'*Emys carolina*.

Note di Tecnica.

Ho adoperato molti liquidi fissativi: il liquido D di LAGUESSE, dall'autore adoperato e ritenuto come uno dei migliori fissativi per il pancreas, non mi sembra, almeno nel caso dei Cheloni, raccomandabile. In generale i liquidi osmici richiedono molte precauzioni, poichè il pancreas si rende facilmente friabile e si producono delle contrazioni: il liquido D di LAGUESSE è un po' troppo forte. Agisce meglio una soluzione più diluita del liquido d'HERMANN e del liquido di FLEMING. Ho adoperato con buon successo il liquido d'ALTMANN leggermente modificato col diminuire la quantità dell'acido osmico e con l'aggiunta nella soluzione più diluita di qualche goccia d'acido acetico (meno dell'1 %). Ottimi risultati ho avuto dalla miscela dello ZENKER e dal liquido del TELLYESNICZKY, buoni dal sublimato in soluzione acquosa e dal sublimato picrico del RABL, mediocri dal liquido del GILSON, pessimi dall'alcool a 90. I pezzi sono stati trattati con le norme in uso per i vari fissativi.

Ho adoperato un gran numero di colorazioni: tionina, bleu di toluidina, emallume, verde di metile ecc. (colori nucleari). Come colori plasmatici ho adoperato l'eosina, il giallo d'Orange, la fucsina acida.

I migliori risultati però li ho ottenuti con la doppia colorazione, safranina e violetto di genziana, che permette una più sicura differenziazione dei tessuti pancreatici, e dall'impiego dell'ematosilina ferrica dell'HEIDENHAIN.

Ho adoperato anche la colorazione BIONDI-HEIDENHAIN.

Cenni d'un esame negativo nella *Thalassochelys*

Le ricerche si sono iniziate con lo studio della *Thalassochelys caretta*: ho sezionato varie parti del pancreas nei punti più diversi (il pancreas della *Thalassochelys* è assai voluminoso e lobato sia nella regione splenica come in altre, e con mia sorpresa non m'è riuscito mettere in evidenza nè isole di LANGERHANS e nemmeno altre formazioni che potessero rappresentare un equivalente morfologico. Ho riscontrato negli acini, cellule che risaltavano coi vari reagenti, soprattutto con l'impiego dell'ematosilina ferrica, ma da un attento esame facilmente mi convinsi trattarsi di artifiziose immagini d'impregnazione dello stesso tessuto zimogenico (facili del resto nei parenchimi glandolari). Evidentemente non si trattava del preteso tessuto baticromo. Deluso, non potendo disporre di altro materiale (tengo a ricordare che io non ho potuto disporre che d'un solo esemplare) in altri modi fissato, mi sono rivolto alla *Testudo graeca*, di cui riuscì facile procurarmene in grande abbondanza.

Ricerca del tessuto insulare nel pancreas di *Testudo graeca*.

Il pancreas della *Testudo graeca* ha forma allungata nel senso della lunghezza dell'intestino, assai stretto nella parte superiore, si allarga verso la porzione splenica.

Ho sezionato l'intero pancreas di numerosi animali, adoperando tagli seriali di 5 μ .

Da un primo esame della porzione splenica, ebbi l'impressione, che poi dallo studio più accurato mi si è dimostrato fallace, di trovarmi in presenza di isole di LANGERHANS. Da osservazioni su materiale fissato in liquido di ZENKER e colorato con safranina e violetto di genziana (Fig. 1) risultavano delle zone che spiccavano colorate in violetto, tra i lobuli zimogenici. In alcuni punti tali zone erano riccamente vascolarizzate e i globuli sanguigni risaltavano assai destintamente colorati nei nuclei dalla safranina. In preparati colorati con ematosilina ferrica HEIDENHAIN, si scorgevano zone assai chiare, qui e là circondate da capillari sanguigni, insinuate tra gli acini zimogenici.

Il lettore confrontando la Figura 1 della tavola con molte delle figure del LAGUESSE sugli Ofidi, vi può scorgere una grande rassomiglianza: si vedono qui e lì lumi, che talvolta s'interrompono per poi ricomparire nella medesima direzione; tali lumi sono limitati da cellule prismatiche, con nucleo più spesso leggermente allungato, ma che può presentare varie forme sulle sezioni, con piccolo nucleolo e con cromatina granulare, disposta verso la membrana nucleare: i lumi risaltano perchè verso la periferia si accumulano granulazioni genzianofile.

Seguendo sulle sezioni tali lumi si nota come essi vadano ad innestarsi su canali di più grosso calibro, le cui cellule sono più alte e tuttavia sempre limitate verso il lume da una zona ricca di granuli genzianofili. Non si scorgono notevoli differenze nella costituzione cellulare, soltanto i granuli genzianofili risaltano maggiormente nelle cellule dei canali più grossi.

Applicando nell'esame altri metodi di fissazioni mi convinsi che mi trovavo in presenza d'uno speciale e grande sviluppo dei canali escretori.

I canali escretori, che hanno calibro abbastanza grande, sono nella *Testudo graeca* circondati da una tunica connettivale sviluppata, che in certi punti può presentarsi assai ricca di nuclei (Fig. 2, 3, 4): a misura che dai canali più grandi si digrada in canali di calibro minore, la tunica diminuisce di spessore; però non è raro osservare come anche canalicoli abbastanza piccoli, possano essere compresi all'inizio in uno stroma sviluppato. Questo sviluppo del tessuto connettivo intorno ai canali (il PISUNGER l'ha già rilevato nella tartaruga) m'è stato assai agevole per l'esatta interpretazione delle immagini microscopiche. La struttura delle cellule non ha niente di speciale. Le cellule sono però sempre disposte in un solo strato, qualunque sia il calibro del canale, e questa constatazione è nel caso nostro degna di essere tenuta in considerazione, in quanto VINCENT e THOMPSON dichiarano d'aver riscontrato nella *Testudo tabulata* (1908, pag. 277) « in some of the ductules there are two rows of cells and in some cases the ducts are surrounded by adenoid tissue. In these respects there is a resemblance to what is found in the Elasmobranchi ».

Il fatto di trovare due strati di cellule può dipendere dal modo come cade il taglio, un taglio obliquo fa apparire qui e lì irregolarmente i due strati. Se il taglio poi cade longitudinalmente,

là dove non è il lume, allora, evidentemente, si riscontrano non due strati solamente, ma tutta una zona che potrebbe apparire come una gemmazione dei canali (Fig. 4); l'esame seriale e spesso l'esame della stessa sezione, purchè sia convenientemente interpretata, basta a convincersi che si tratta di immagini fallaci.

Questo nel caso della *Testudo graeca*, ed anche negli altri Cheloni da me esaminati, espongono quindi un semplice sospetto anche per la *Testudo tabulata*, dichiarando tuttavia di non avere osservazioni dirette.

Le cellule dei canali (come del resto è il caso più comune di tutti i Vertebrati) sono alte nei canali di maggiore calibro e vanno gradatamente diminuendo d'altezza nei canali minori (è notevole come nella *Thalassochelys caretta* le cellule dei canali siano più basse). Con i liquidi fissatori da me preferiti e con opportune colorazioni, si scorge che esse sono sparse di granuli che s'accumulano verso il lume (ciò concorda con quanto ebbi a vedere nelle prime osservazioni). Nell'estreme diramazioni è notevole che questi granuli metaplastici sono meno abbondanti.

Nelle sezioni della porzione splenica della *Testudo graeca*, si è colpiti dalla copiosa ricchezza del sistema canalicolare: si osservano canali di vario calibro; spesso intorno a un canale più grande si osserva tutto un complesso di canali minori (Fig. 4) producendosi talvolta, come conseguenza del taglio, immagini, la cui esatta interpretazione può dedursi solo da accurate e minuziose osservazioni; talvolta capita di osservare, allorchè i canali sono sezionati in direzione longitudinale, che essi hanno un decorso tutt'altro che rettilineo, ma sinuoso ed irregolare, onde è facile che sulla stessa sezione, a distanza più o meno grande, possa aversi un canale sezionato in più punti; che ciò possa avvenire è cosa troppo evidente perchè ci sia bisogno d'una più lunga dimostrazione. Va ricordato che avendo il DIAMARE ritenuto sinuosi i canalicoli del pancreas dei Selacei, si da essere tagliati in diversi sensi dal rasoio, le sue osservazioni furono diversamente interpretate dal LAGUESSE (1902, 5, pag. 261). « Or, on trouve bien, en effet, et assez souvent la section transversale d'un canal moyen entourée de plusieurs sections en divers sens de petits canaux. Mais, comme on peut s'en assurer en suivant les canaux moyens sur des coups transversales, sériees et sur des coupes longitudinales, il faut interpréter cette image autrement que l'a fait DIAMARE. Il ne s'agit pas ici d'un seul fin canal plusieurs fois replié sur lui-même, mais de plusieurs

canaux ». Evidentemente si tratta però di duplici osservazioni, giacchè anche nella *Testudo graeca* io ho osservato entrambi i casi: canali tortuosi e ricchezza di diramazioni.

Se ora poi riflettiamo che è notevole proprio nella porzione splenica la ricchezza dell'albero escretore, riccamente vascolarizzato, specialmente nelle ultime diramazioni; dovremo essere guidati ad intravedervi una grande importanza, in quanto è proprio e specialmente nella porzione splenica che altrove (Ofidi) si notano secondo il LAGUESSE grosse isole primarie.

Spesso, data la ricchezza dei granuli genzianofili nei canali di medio calibro, si nota una struttura vacuolare del citoplasma: i vacuoli rappresentano il posto dove s'erano formati i granuli di secrezione, espulsi o disciolti. Questi granuli si comportano nella doppia colorazione saffranina-violetto di genziana diversamente dallo zimogeno, che assume intensamente la saffranina; ma con altri procedimenti non si nota una così netta e spiccata differenziazione; così, usando l'ematossiline ferrica d'HEIDENHAIN, i granuli zimogenici e i granuli dei canali sono colorati dall'ematossiline ferrica, lo zimogeno però spicca assai più in nero; con la colorazione del BIONDI, entrambi assumono il colore rosso (fucsina), lo zimogeno con maggiore intensità; in generale si nota sempre questa diversa intensità rispetto ai colori.

Sulle ultime diramazioni gli acini zimogeni si vengono a innestare quasi sempre a canale continuo (Fig. 2, 3).

Ho notato qui e lì nei canali, cellule che hanno dei nuclei speciali, mostrando una minore resistenza ai fissativi: assumono una forma irregolare, talvolta semilunare (azione del fissativo) e con una maggior ricchezza, in certi casi, di granuli cromatici. Tali cellule si trovano con molto minor ricchezza nelle cavità secernenti, verso il lume. Quando si pensi che in molti casi le cellule centro-acinose, e talvolta le stesse cellule insulari sono state definite e riscontrate appunto con tali caratteri, mi sembra non inopportuno notare la presenza di questi elementi, i quali vengono più facilmente deformati dai vari fissativi usati.

Dalla constatazione della ricchezza canalicolare della porzione splenica del pancreas della *Testudo*, risulta assai facile ascrivere ad essa le fallaci impressioni di isole di LANGERHANS metamorfosate in acini e viceversa. Nel pancreas della *Testudo graeca* non esistono isole in senso stretto, ossia co-

stituite da cordoni epiteliali come invece si riscontrano negli altri vertebrati, e neppure si può parlare di isole con lumi; ma dalle osservazioni e consecutive discussioni trarremo argomenti per una diversa interpretazione delle immagini descritte.

Nelle sezioni in cui si riscontrano un insieme di canalicoli a lume stretto, separati da capillari sanguigni, si può ritenere, a prima vista, d'avere a che fare con isole; i rapporti con le cavità secernenti e con i tubi di più grosso calibro, la costituzione citologica, ci rendono però sicuri di non cadere in così facile e pur così grave errore. Lo stesso LAGUESSE ciò riconosce quando nel verificare i risultati del DIAMARE sullo *Scyllium canicula* (1902. 3. pag. 15) dice: « Dans les coupes après simple fixation par l'alcool, quand on cherche les îlots, on ne trouve point les masses pleines qui les constituent ailleurs, ma l'œil est attiré de suite par des petites plages qui se comportent de même, c'est-à-dire, qui sont bien plus claires, moins bien fixées, moins colorables, pourvues d'un réseau capillaires bien plus serré à vaisseaux souvent plus larges »; ed aggiunge: « On se convainc bien vite que ces plages claires représentent simplement la coupe d'un ou plusieurs des derniers rameaux de l'arbre excréteur ».

Dunque le immagini chiare, dove non esistono isole di LANGERHANS, possono simulare tali isole.

Lo studio dei rapporti tra condotti¹⁾ e cavità secernenti può spiegare anche altre fallaci impressioni.

Le cavità secernenti nel pancreas della *Testudo graeca* si mostrano innestate direttamente sulle ultime diramazioni dei condotti (Fig. 2, 3, 4), così che spesso l'acino si mostra come una continuazione del condotto e secondo come cade il taglio può anche non presentare alcun rigonfiamento; nell'insieme il tessuto zimogenico si mostra tutto cosparso di granuli metaplastici, e mentre in generale è noto che i granuli zimogenici si mostrano di preferenza verso il lume, lasciando una zona basale libera, nel pancreas della *Testudo graeca* e anche negli altri Cheloni da me esaminati,

¹⁾ Perchè non ci siano equivoci avverto che io ho usato indifferentemente le parole di condotti o canali escretori anche per le ultime diramazioni dell'albero escretore in rapporto con le cavità zimogeniche, nel testo viene spiegato chiaramente, del resto, di quali specie di condotti si parla volta per volta.

non si hanno le due zone caratteristiche. Questa tendenza del zimogeno d'invadere tutta la cellula fa che i limiti cellulari spesso non siano ben distinti. I nuclei delle cellule acinose mostrano una distinta parete, poca ricchezza di cromatina e un nucleolo assai evidente.

Nel citoplasma, intorno al nucleo, è visibile il *Nelbenkern*: si tratta d'una grossa granulazione sferica, spesso aderente alla membrana nucleare; raramente assume una forma allungata (l'ho riscontrato più spesso nella *Thalassochelys caretta*); si distingue dai granuli zimogenici per la grandezza e per le reazioni più intense.

Leggendo i lavori del LAGUESSE sugli Ofidii, io sono stato spesso sorpreso dall'osservare una grande rassomiglianza tra alcune figure disegnate dall'autore, e tendenti a dimostrare una ricostituzione acinosa da isole e formazioni di isole da acini (acini invertiti), e le immagini presenti nei miei preparati. Nel caso della *Testudo*, avendo potuto escludere la presenza di tipiche isole, risulta chiaramente che tali immagini sono dovute a semplici rapporti tra condotti e acini; così dato il modo come capita il taglio si possono osservare gruppi di cellule zimogeniche in rapporto con poche cellule chiare dei condotti, oppure cellule zimogeniche in dipendenza di condotti vascolarizzati, tagliati in punti dove non apparisce il lume; non si tratta mai d'immagini di trasformazioni di tessuti, ma di rapporti fra condotti e acini colpiti in vari modi dai tagli.

Il pancreas della *Testudo graeca*, adunque, per l'assenza delle tipiche isole, e la ricchezza d'un albero escretore ben vascolarizzato, che per alcuni caratteri comuni rispetto ai colori, può simulare il tessuto insulare, assai bene si presta per uno studio di controllo, e per poter dare una possibile spiegazione di ciò che possono essere alcune immagini microscopiche, così variamente interpretate in altri animali.

Dirò come conclusione di questa parte del mio lavoro, che, nella *Thalassochelys caretta* come nell'*Emys europaea*, pur non essendo riuscito a mettere in evidenza isole di LANGERHANS, non si nota una così spiccata ricchezza dell'albero escretore. Nell'*Emys*, in modo ancora più sviluppato che negli altri Cheloni da me esaminati, ho notato come i canali siano circondati da tessuto linfoide, che spesso si allarga formando degli ammassi inclusi fra gli acini pancreatici, fatto questo che il DIAMARE ritenne essere comune nei vari gruppi di vertebrati, e che VINCENT e THOMPSON, hanno riscontrato nelle altre 3 specie di Cheloni da essi studiate.

Deduzioni morfologiche e esame critico della questione dell'essenza del tessuto insulare e la natura dei suoi equivalenti.

Nello studio del pancreas spesso è avvenuto come gli osservatori abbiano qui e là negato l'esistenza delle isole di LANGERHANS; ma un esame più accurato dimostrò che l'assenza era dovuta al semplice fatto che agli autori non era avvenuto di metterle in evidenza e però, reso prudente da questi precedenti, venni alle mie conclusioni soltanto dopo il lungo esame fatto sulla *Testudo graeca*. Lo studio della porzione splenica, e il fatto d'avervi riscontrato, proprio dove in altri animali (Oliidi ecc.) si trovano un gran numero di isole, una così spiccata ricchezza dell'albero escretore, ricordante, come vedremo, un carattere embrionale, mi possono far dichiarare che nella *Testudo graeca*, in un organismo che morfologicamente è così alto rispetto ad altri animali che pur ne sono forniti, mancano le isole di LANGERHANS, nè negli altri Cheloni (*Thalassochelys caretta*, *Emys europaea*) m'è riuscito di vederli. Sui Cheloni (altre specie però) vi sono osservazioni di VINCENT e THOMPSON che tenderebbero ad affermarle: le loro descrizioni sono deficienti e contraddittorie, come ho accennato nelle pagine precedenti, e toglie valore alle loro osservazioni l'esistenza da essi ammessa d'uno speciale tessuto batieromo, che viene però infirmato dallo stesso LAGUESSE (1909): ricorderò inoltre che in un Testudineo (*Testudo tabulata*) neppure ai due predetti osservatori riuscì di vedere qualsiasi accenno di tessuto insulare, per quanto gli autori si siano limitati a dichiarare una semplice osservazione negativa tralasciando di fare qualsiasi considerazione e di approfondirne lo studio, come meritava l'argomento. Evidentemente ci troviamo di fronte a dei fatti, la cui importanza morfologica non era possibile sospettare, pur senza che io senta il bisogno d'estendere per ora le mie considerazioni a tutti i Cheloni.

Il DIAMARE nel 1899 ritenne che nel pancreas dei Selacei le isole, come sono intese nel senso ordinario, fossero assenti, però egli riscontrò una speciale differenziazione dei condotti. Il DIAMARE osservò delle zone chiare simulanti l'aspetto caratteristico delle isole di LANGERHANS; ma in esse l'autore scoprì tracce di lumi,

che risaltavano con sicura evidenza nelle fissazioni in liquido d'HERMANN, nei canali l'autore riscontra un doppio epitelio; ai lati dei canaletti, tra le sezioni, nota capillari sanguigni assai larghi: « Questi capillari così sviluppati contribuiscono nei preparati ottenuti con i comuni fissatori, ad offrire all'occhio l'immagine dei corpi di LANGERHANS. Infatti si verifica coi trattamenti ordinari una restrizione notevole o collabimento delle pareti dei canalini, il cui lume sparisce perciò addirittura e tutto il tortuoso convoluto apparisce come una zolla chiara di forma irregolare, dissociata dai vasi ».

Il DIAMARE, nel suddetto lavoro, concluse ritenendo che non avesse serio fondamento di fatti l'ipotesi di riguardare la particolare struttura dei canalini come un accenno delle isole, dichiarandola però seducente e in iscritti posteriori (1905), di fronte ai nuovi acquisti nel campo della morfologia comparata, ha creduto di avvicinare la sua constatazione sempre più alla condizione offerta dall'esame degli embrioni dei mammiferi.

Dopo che OPPEL ebbe confermato i risultati del DIAMARE, il LAGUESSE ha ripreso lo studio dei Selacei (1902), confermando come le cellule dello strato esterno dei canalicoli presentino reazioni comuni con le cellule insulari.

Il LAGUESSE riscontrò, poi, nel *Galeus canis*, in rapporto con i condotti, delle speciali gemme cellulari che considera come una tendenza degli elementi endocrini a separarsi dai canali. (Anche VINCENT e THOMPSON accettano il concetto del LAGUESSE). Per la prima volta il LAGUESSE ammette un'omologia tra le disposizioni che presentano i Selaci e le isole degli Ofidi, risultanti da una maggiore complicità,

Nei Ciclostomi, il GIACOMINI (1900) ha poi riscontrato, tanto nei follicoli isolati quanto nella massa principale del pancreas, due specie di cavità secernenti, distinte tra loro: tuboli, le cui cellule hanno i caratteri delle ordinarie cellule pancreatiche, e in cui sono presenti anche cellule centroacinosi. Vi sono poi altre cavità secernenti; le quali si presentano con l'aspetto di vescicole rivestite da un alto epitelio secernente, con cellule cilindro-prismatiche, con il nucleo situato verso il terzo medio del corpo cellulare: sono cellule del tutto particolari, caratterizzate da un citoplasma delicatamente reticolato, e a fini granuli, contenuti nelle maglie del reticolo. Queste cellule assai più chiare vengono ri-

guardate dal GIACOMINI quali cellule di LANGERHANS e le vescicole come equivalenti delle vescicole del LANGERHANS.

Dalle mie osservazioni sui Cheloni posso dichiarare che l'interpretazione del LAGUESSE sui rapporti tra i Selacei e gli Ofidi trova serio fondamento quando sia luneggiata differentemente: le formazioni descritte come isole di LANGERHANS con lume, non sono isole nella loro totalità; si tratta di disposizione di canalicoli in rapporto con tessuto insulare: una parte soltanto è formata di tessuto insulare e corrisponde alle isole degli altri Vertebrati. Intesa così la questione si spiega perchè DIAMARE si pronunziasse e insistesse sulla non esistenza di lumi in isole di LANGERHANS ed è strano come uno scienziato di gran valore come il LAGUESSE, che pure ebbe ad osservare gruppi vari di vertebrati, abbia inteso diversamente la complicità e la morfologia delle isole. E perchè io non venga sospettato di confondere il pensiero dell'istologo francese, riporto un periodo dell'autore riguardante gli Ofidi (1902, pag. 11): « en certains points les cordons à lumière effacée constitufs des îlots de LANGERHANS se branchent directement sur un canal de moyen calibre à epithelium prismatiques, tandis qu'à leur extrémité opposée ils se continuent à plein canal avec un acinus tubuleux normal chargé de zimogène ». Avendo osservato tutta la collezione dei preparati sugli Ofidi del Prof. DIAMARE, non mi è capitato d'osservare isole in rapporto diretto con gli acini, così come l'intende il LAGUESSE, e ritengo che in questi casi il LAGUESSE abbia avuto innanzi a sè, ciò che mi si è presentato nei preparati di *Testudo graeca*: si tratta di rapporti di canali con acini e (nel caso degli Ofidi) di rapporti di contiguità o di continuità di canali con vere isole: ancora una volta si può ripetere che le isole sono un tessuto epiteliale che per quanto derivato dai tubi pancreatici si evolve per proprio conto, e nulla ha quindi di comune col tessuto zimogenico che è una differente derivazione dei tubi pancreatici primitivi.

Io sono quindi in grado di sostenere come il LAGUESSE faccia delle considerazioni esatte che però non lo conducono a risultati accettabili. Due sono le sue ipotesi per spiegare le pretese isole con lumi degli Ofidi; le riporto: « En presence de la discontinuité de ces lumières, nous croyons pouvoir dire que nous avons sous les yeux des cordons véritablement pleins ou à lumière effacée tout au moins sur une portion considérable de leur longueur. Mais ces

cordons sont vraisemblablement dérivés des portions tubuleuses ou sont les homologues de portions tubuleuses existantes dans le pancréas moins différencié d'autres espèces (Sélaciens DIAMARE: Cyclostomes GIACOMINI) ». L'autore conclude che nella prima ipotesi il lume, divenuto inutile, tenderebbe ad atrofizzarsi, e non resterebbero che delle vestigia: nella seconda il cordone è comparso pieno nell'ontogenesi, ma in ricordo della filogenesi dei frammenti di lume vi si mostrano, di preferenza nella porzione splenica: lo sviluppo ne mostra, secondo il LAGUESSE, le ragioni.

Lo sviluppo, però, non ci può dimostrare in modo assoluto che le isole sono omologhe alle porzioni tubulose dei Selacei: lo sviluppo ci offre un certo numero di dati che permette di sospettare che si possa trattare nel caso dei Selacei d'un equivalente che le rappresenti anche dal punto di vista della funzione. Quando si tien conto dei risultati dell'embrigenesi possiamo ritenere che le isole sono istologicamente meno differenziate rispetto al tessuto acinoso, conservando un carattere più embrionale (HARRIS e GOW parlano appunto d'una persisting embryonic structur, 1894, pag. 359) e ciò spiega l'affinità di molte reazioni istochimiche con le cellule dei canali, ma dal momento che si son formate nell'ontogenesi e nella filogenesi hanno assunto una fisionomia loro propria, e il morfologo commette un grave errore includendo nella omologia i canali da cui son derivate, giacchè secondo la constatazione del DIAMARE confermata da OPEL e LAGUESSE medesimo, noi siamo qui in presenza di vere e proprie vie di escrezione, sulle quali s'impiantano cavità secernenti zimogeno e che affluiscono in canali di calibro maggiore.

Attenendoci allo sviluppo, poi, le isole del pancreas secondo il DIAMARE si staccano come gemme dall'albero pancreatico primitivo e proliferano e si accrescono in forma di solidi cordoni, mentre il mesoderma le compenetra e vascolarizza, laddove le gemme destinate a diventare cavità formatrici si canalizzano ben presto.

Il BRACHET ritiene che negli abbozzi dorsali e ventrali del pancreas (*Lucerta muralis*) vi siano delle differenze notevoli. Il pancreas dorsale secondo l'autore sarebbe formato da cordoni pieni mentre il pancreas ventrale da tubi cavi.

Il GIANNELLI (1899) ha poi in un altro Sauro (*Scps chalcides*) constatato che vi sono abbozzi pieni all'estremità del pancreas dorsale in rapporto con la milza.

I risultati embriologici del LAGUESSE sugli Ofidi tendono anche a dimostrare questo più rapido accenno di ammassi cellulari pieni nell'abbozzo pancreatico dorsale dai canali pancreatici primitivi; così che la coda del pancreas (quella vicina alla milza) presenta tutti i caratteri d'una glandula vascolare sanguigna, con i cordoni pieni, i granuli di secrezione e i vasi caratteristici. Il LAGUESSE, poi, ha riscontrato in vicinanza delle masse piene, nel pancreas dorsale, tubi che presentano, come nell'adulto, le disposizioni caratteristiche di tubi pancreatici primitivi.

Risulta da ciò che ho detto nelle pagine precedenti come sia erroneo considerare i lumi come un semplice ricordo ancestrale della funzione pancreatica dei Selacei e dei Ciclostomi: quello che risulta assodato è la ricchezza di tubi primari, in una fase dello sviluppo, nella porzione che diverrà splenica, e da cui si differenzieranno le isole. Da ciò nel caso nostro possiamo trarre una deduzione molto importante. Come nell'ontogenesi dalla relativa grande ricchezza dell'albero escretore si differenziano i cordoni di LANGERHANS, negli animali che ne sono forniti; avviene, per una condizione di minore complicità dell'organo, nel caso della *Testudo graeca*, che le isole siano assenti, ed assenti non perchè si siano trasformate in tessuto acinoso (giacchè io ho riscontrato la maggior ricchezza dei condotti vascolarizzati proprio nella porzione splenica dove si troverebbero sempre presenti isole primarie, anche secondo il LAGUESSE) ma perchè da tali condotti che ricorderebbero i tubi pancreatici primitivi, non si differenziano mai le tipiche isole di LANGERHANS.

L'omologia del pancreas dei Rettili (Ofidi) con ciò che si osserva nei Selacei va illuminata molto meglio quando si scelgono fra i Rettili appunto i Testudinei, che pure per altri caratteri sono così complicati: giacchè in entrambi i casi non si riscontrano le tipiche isole. In quanto ai Ciclostomi, senza infirmare l'opinione del GIACOMINI che considera le vescicole chiare come equivalenti alle isole di LANGERHANS degli altri vertebrati (giacchè un'equivalenza possiamo anche intenderla sotto il punto di vista della funzione) si può riannodare la struttura con quella dei Selacei e con quella da me descritta nella *Testudo graeca*. E di fatti avendo il DIAMARE rinvenuto nei Pietromizonti nel così detto pancreas, delle cisti epiteliali le ha considerate per la loro posizione, come i residui dell'obliterato dotto epatico, potremmo, e lo studio della *Testudo graeca*, ciò convalida, ritenere che le vescicole del GIACOMINI dal

punto di vista morfologico, rappresentano residui del sistema escretore ¹⁾, e però neppure nei Ciclostomi il LAGUESSE potrebbe trovare una base di confronto morfologico; del resto anche il GIANNELLI ha rinnegato l'esistenza di lumi in isole di LANGERHANS, e però a VERBRIGÉAT e TRIBONDEAU, a VINCENT e THOMPSON e a tutti quelli che questi lumi hanno creduto di riconoscere, accettando il concetto del LAGUESSE, va fatta la medesima obbiezione.

Trattando quì una pura questione morfologica, io devo tuttavia, come conclusione delle mie ricerche, osservare che l'edificio morfologico al quale è coordinata la storia dell'inversione istologica e funzionale del tessuto insulare (LAGUESSE, da tanti altri avversata in linea morfologica e sperimentale (MASSARI, GIANNELLI, DIAMARE ecc.), non può avere sanzione precisamente in que' rettili che avrebbero dovuto esserne il caposaldo. Certamente l'amore legittimo verso la propria lunga e faticosa opera può spiegare come un istologo valoroso qual'è LAGUESSE, vi insista. Ma anche a me l'esame senza preconconcetto mi porta a concludere che nè anatomicamente, nè morfologicamente questa inversione è sostenibile ²⁾.

Conclusioni

1. - Nei Cheloni da me esaminati non ho trovato tessuto insulare vero e proprio sotto forma di cordoni epiteliali.

2. - Nella porzione splenica del pancreas (*Testudo graeca*) si trovano vie conduttrici sulle quali s'impiantano e sboccano le cavità secernenti: queste vie conduttrici, dati i caratteri istologici delle loro cellule, il loro lume, lo stretto rapporto con il tessuto acinoso e la ricca vascolarizzazione, possono dare la fallace impressione di isole con lumi e prestarsi all'equivoca interpretazione di forme inverse.

¹⁾ OPEL (1902) considera le vescicole descritte dal Giacomini come i residui del sistema escretore, considererebbe poi i tubuli come rappresentanti delle isole, non come cavità zimogeniche; quest'ultima opinione però fin quando non ci saranno altri studi in proposito, non mi pare possa distruggere l'interpretazione del GIACOMINI, che vi ha notato cellule centro-acinose e granuli di zimogeno.

²⁾ RENNIE in un lavoro sulle relazioni delle isole di LANGERHANS così gli alveoli del pancreas, accenna all'intimo contatto, che sembra esistere tra isole e acini, facendo tuttavia importanti riserve; non credendo possibile una trasformazione degli alveoli in isole, là dove le isole sono assenti, giacchè giustamente

3. - Queste vie conduttrici sono sempre presenti e localizzate costantemente nel modo suddetto in tutti i numerosi esemplari sacrificati.

4. - Esse possono rappresentare quella porzione dell'albero pancreatico al cui ulteriore differenziamento riannodasi la genesi e lo sviluppo del tessuto insulare e corrispondono perciò, sulla base d'un ragionamento morfologico, alla condizione dei Selacei e dei Cielostomi.

5. - Si può fondatamente ritenere d'esser in presenza d'un equivalente morfologico di un primo accenno del tessuto insulare giacchè non si riscontrano quelle ulteriori differenziazioni istologiche, note nel pancreas dei Vertebrati: fatto questo tanto più importante dal punto di vista della morfologia generale in quanto è noto che per molti caratteri i Cheloni sono tutt'altro che Vertebrati d'organizzazione inferiore.

Istituto di Zoologia ed Anatomia comparata della R. Università di Siena.
Febbraio 1911.

dice l'autore, non si potrebbe spiegare nel caso degli Ofidi, la diversa distribuzione del tessuto insulare.

Bibliografia ¹⁾

1896. Brachet, A. — Recherches sur le développement du pancreas et du foie: *Journ. Anat. Phys. Tome 32, p. 620, Plc. 18-20.*
1911. Cotronei, G. — Ricerca di equivalenti morfologici del tessuto insulare nel pancreas dei Cheloni. Nota preliminare: *Boll. Soc. Nat. Napoli* (2) Vol. 5, p. 25.
1906. Dewitt, L. — Morphology and physiology of areas of Langerhans: *Journ. Exper. Med. Vol. 8, p. 193, Pl. 12-15.*
1899. Diamare, V. — 1. Studi comparativi sulle isole di Langerhans del pancreas. Memoria 1^a: *Internation. Monatschr. Anat. Phys. 16 Bd. p. 1, Taf. 11-13.*
1901. — — 2. Cisti epiteliali nel così detto pancreas dei Petromizonti: (Rendiconto 3.^o Convegno Unione Zoologica italiana, Napoli, Aprile 1901) *Monit. Z. Ital. Anno 12, p. 194.*
1905. — — 3. Studii comparativi sulle isole di Langerhans del pancreas. Memoria 2^a: *Internation. Monatschr. Anat. Phys. 22 Bd. p. 129, Taf. 8-9.*
1896. Giannelli, L. — Giacomini, E. — Ricerche istologiche sul tubo digerente dei Rettili. 3^a Nota: Intestino medio e terminale, fegato, pancreas: *Proc. Verb. Acc. Fisiocritici, Siena* (4) Vol. 8, p. 105.
1900. Giacomini, E. — Sul pancreas dei Petromizonti con particolare riguardo al pancreas di *Petromizon marinus*: *Verhandl. Anat. Gesell. Paris, p. 44, 4 fig.*
1898. Giannelli, L. — Ricerche macroscopiche e microscopiche sul pancreas: *Atti Acc. Fisiocritici, (4), Vol. 10, p. 481.*
1899. Giannelli, L. — Sullo sviluppo del pancreas nella *Seps chalcides* con qualche accenno allo sviluppo del fegato e della milza: *Ricerche Laboratorio. Anat. Norm. Roma, Vol. 7, p. 1, Tav. 1.*
1894. Harris, V. D. — Gou, M. — Note upon one or two points in the comparative Histology of the pancreas: *Journ. Phys. Vol. 15, p. 349.*
1899. Laguesse, E. — 1. Les ilots endocrines dans le pancreas de la vipère: *C. R. Assoc. Anat. 1 Session, p. 5, fig. 1.*
1901. — — 2. Sur la structure du pancreas chez quelques Ophidiens et particulièrement sur les ilots endocrines (1^a memoire): *Arch. Anat. Micr. Tome 4, p. 157, Plc. 5.*

¹⁾ Mi sono limitato a citare soltanto i lavori che più direttamente si occupano della questione che ho trattato nel presente lavoro.

I lavori segnati con l'asterisco non furono consultati direttamente, giacchè non fu possibile procurarmeli.

1902. L a g n e s s e, E. — 3. Sur quelques formes primitives des ilots endocrines dans le pancreas des Selaciens et des Ophidiens: *C. R. Ass. Anat. i Session, p. 14.*
1902. — — 4. Sur la structure du pancreas chez quelques Ophidiens et particulièrement sur les ilots endocrines (2^a memoire): *Arch. Anat. Micr. Tome 5, p. 265, Plc. 11-13.*
1902. — — 5. Sur la structure du pancréas chez le *Galens caris*: *Bibl. Anat. Tome 19, p. 260.*
1906. — — 6. Le pancreas: *Lyon.*
1909. — — 7. Les ilots de Langerhans: *Rap. 14^e Congrès Internat. Méd. Budapest. Section Anat. p. 30.*
1898. M a s s a r i, G. — Sul pancreas dei pesci. Nota preliminare: *Atti Accad. Lincei. Vol. 7, p. 134.*
1909. O p p e l, A. — Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere: 3 Bd. *Jena, Fischer.*
- * 1895. P i s c h i n g e r, — Beiträge zur Kenntniss des Pancreas: Inaugural Dissert.: *München.*
- * 1900. P e r d r i g r e a t, ...-T r i b o n d e a n, ... — Description anatomique du pancreas des Ophidiens: *Proc. Verbaux Soc. Linnéenne Bordeaux. Tome 4, Octobre (citato da L a g n e s s e).*
1889. P l a t n e r, G. — Beiträge zur kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. IV.—Die Entstehung und Bedeutung der Nebenkern im Pancreas: *Arch. Micr. Anat. 33 Bd. p. 189.*
1909. R e n n i e, J. — On the Relation of the Islets of Langerhans to the alveoli of the pancreas: *Internation. Monatschr. Anat. Phys. 26 Bd. p. 197.*
1906. V i n c e n t, S. -- T h o m p s o n, F. D. — 1. The islets of Langerhans in the Vertebrate pancreas (Preliminary communication): *Journ. Phys. Vol. 34, p. 27.*
1907. — — 2. On the relation between the Islets of Langerhans and the zymogenous tubules of the Pancreas: *Internation. Monatschr. Anat. Phys. 24 Bd. p. 61, Taf. 4-5.*
1907. — — 3. The islets of Langerhans and the zimogenous tubules in the vertebrate pancreas with special reference to the pancreas of the Lower Vertebrates: *Trans. R. Soc. Canada, Vol. 1 (3) p. 275. Plt. 2.*

Spiegazione della Tavola 1.

Tutte le figure si riferiscono a sezioni della porzione splenica del pancreas della *Testudo graeca*; sono state riprodotte con la camera chiara di ABBE, all'altezza del tavolino del microscopio.

Lettere comuni a tutte le figure.

tc, tessuto connettivo con i suoi nuclei

a, acini pancreatici con i granuli zimogenici

cp, capillari sanguigni

d, condotti escretori (diramazioni su cui s'innestano gli acini zimogenici).

Fig. 1. — Figura d'insieme che dà l'impressione del comportarsi dei condotti (violetto) e degli acini zimogenici che spiccano con lo zimogeno intensamente colorato in rosso; verso la parte superiore, si scorge un insieme di condotti, qui e lì separati da capillari sanguigni, e che potrebbe simulare un'isola di LANGERHANS con lume. Fissazione in liquido di ZENKER; colorazione con saffranina e violetto di genziana. Ocul. 4 comp., Obj. DD. ZEISS. (figura rivelata e dipinta dal Prof. V. DIAMARE da un mio preparato).

- » 2. La figura mostra condotti escretori (diramazioni di piccolo calibro) in cui si innestano in continuazione diretta gli acini pancreatici, i quali non mostrano una distinta zona basale, ma sono da per tutto copersi di zimogeno; Fissazione in liquido di TELLYESNICKY; colorazione con saffranina e violetto di genziana. Ocul. 4 comp., Obj. DD. ZEISS.
- 3. Vari modi d'innesti d'acini sui condotti, così come possono apparire sui tagli. Fissazione in liquido d'ALTMANN; colorazione con saffranina e violetto di genziana. Ocul. 4 comp., Obj. DD. ZEISS.
- » 4. — La figura mostra un gruppo di canali di minore calibro che circondano un canale più grande, verso la parte superiore si nota una zona cellulare, che potrebbe dalla figura apparire come una gemma del canale; immagine artificiosa dovuta alla irregolarità del taglio, con cui è stato colpito il canale dove non è il lume; similmente verso la parte inferiore la figura mostra un insieme di canali colpiti in varia guisa dal taglio, in qualche parte separati da capillari; in alcuni non appare da per tutto il lume, che non è stato sezionato: il tessuto zimogenico s'insinua tra i canali. La figura nel suo insieme mostra i rapporti fra gli acini e i condotti, e spiega le pretese immagini di trasformazioni dei tessuti. Fissazione in liquido di TELLYESNICKY; colorazione con saffranina e violetto di genziana. Ocul. 1. comp. Obj. DD. ZEISS.

Sopra un caso di ovari diffusi in un trielade, dovuto probabilmente al parassitismo di uno sporozoo.

Ricerche

della

Dott.^a Antonietta Monti

con la tavola 2

È noto che nei Triceladi gli ovari, in numero di due, sono situati nel terzo anteriore del corpo appena dietro il cervello; nei Policeladi, invece, gli oociti non sono raggruppati e localizzati in un punto determinato, ma, come i testicoli, sono sparsi in gran numero nelle regioni laterali. È questa la più importante differenza anatomica su cui è fondata tale distinzione dei Turbellari.

Nel corso di alcune ricerche sulla rigenerazione degli ovari nelle *Planarie* d'acqua dolce, delle quali mi occupo in altro lavoro, nell'esaminare la serie di sezioni di una *Planaria torva* M. alla quale era stata asportata 9 mesi prima la regione anteriore del corpo, ebbi ad osservare che le cellule germinali femminili erano sparse in tutto il corpo con una disposizione che ricorda quella dei Policeladi.

Io non mi accorsi, forse poichè le mie osservazioni erano dirette ad altro scopo, che il verme presentasse all'esterno alcunchè d'anormale; e solo sulle sezioni, come ho detto, ebbi ad accorgermi di tale anormalità. Gli organi interni si mostrano, nelle sezioni, normali tanto per l'aspetto generale che per la struttura. Solo gli oociti sono sparsi in quasi tutto il corpo, come i testicoli isolatamente, oppure a gruppi di parecchi, tanto ventralmente che dorsalmente, a destra e a sinistra del tubo digerente, intercalati fra le anse dell'intestino, inclusi in mezzo al parenchima; e si alternano e si accompagnano colle capsule maschili, che formano due file ai lati del corpo.

Essendo stata la planaria fissata nel mese d'aprile, quando è già incominciata da tempo la deposizione delle uova, tanto gli

elementi femminili (Fig. 1 *o*) che quelli maschili (Fig. 1 *t*) sono completamente sviluppati, onde essi si differenziano benissimo nella massa parenchimatrica, sia per l'aspetto che per le dimensioni.

Alcuni oociti occupano poi una posizione particolare che parmi assai interessante per l'interpretazione del fenomeno: essi, infatti, sono come compresi fra due testicoli che stanno addossati ai loro lati e sembrano rinchiuderli: un altro, poi, (Fig. 2) è, per così dire, incapsulato dentro un testicolo, nell'interno del quale pare siasi differenziato, poichè non potrebbe spiegarsi facilmente come la cellula-ovo abbia potuto, dopo la sua differenziazione, migrare nell'interno di una capsula maschile. Numerosi sono infine gli oociti raggruppati insieme con due o più testicoli e occupanti la posizione propria di questi ultimi.

Viene, quindi, spontaneo pensare che tali elementi che si trovano in posizione sì anormale, vi siano al posto di elementi maschili a cui si siano, per così dire, sostituiti. E non sarebbe questo un caso nuovo, almeno per altri animali. Il cosiddetto ermafroditismo glandulare accidentale, quel fenomeno cioè che consiste nella presenza di elementi femminili in un testicolo o di elementi maschili in un ovario, venne osservato in quasi tutti i gruppi animali. Nei trieladi, invece, ch'io sappia, non è ancor stato osservato alcun fenomeno di questo genere.

Ora, nel caso della planaria sopra descritta ad ovario diffuso, la particolare disposizione degli oociti, e in particolare la posizione dell'oocite della fig. 2, indurrebbero a pensare che si tratti appunto d'un caso d'ermafroditismo di tale specie. Mentre nella genesi dell'animale andavano differenziandosi gli elementi maschili, probabilmente cellule parenchimatriche, che normalmente avrebbero fornito cellule formatrici di tali elementi, trovandosi in speciali condizioni, si sono sviluppate nel senso femminile dando luogo ad oociti, che occupano così una posizione anormale, propria agli spermatozoi.

Qual'è la causa che ha determinato il fenomeno? ANCEL, studiando lo sviluppo ontogenetico della glandola sessuale nell'*Helix pomatia*, osservò che dapprima dall'epitelio germinativo si differenziano delle cellule « progerminative indifferenti » che danno luogo prima a spermatogoni i quali occupano l'interno della glandola, poi ad elementi nutritizi che si dispongono a formare uno strato periferico, attorno al quale se ne dispone un altro di elementi progerminativi che si differenziano in oogenie. Orbene, egli notò che

tutti gli elementi che compaiono prima dell'apparizione di quelli nutritizi, si evolvono nel senso maschile, quelli che appaiono dopo, si evolvono nel senso femminile, per cui l'apparizione delle cellule nutritici avrebbe un effetto preponderante sul determinismo sessuale. Perciò nel caso in cui in un animale qualunque oociti sono rimpiazzati da spermatociti, nei casi cioè di ermafroditismo glandolare accidentale, l'autore ritiene che ciò avvenga perchè qualcuna delle cellule epiteliali si differenzia in cellula sessuale prima dell'apparizione delle cellule nutritici.

Ma siccome queste cellule nutritici non si trovano in tutti gli animali, così l'interpretazione dell'autore non può avere un valore d'ordine generale. Però volendo dare una maggior estensione a tale modo di vedere si potrebbe concludere che un'alterazione del ricambio, prodotta da una causa qualunque, possa portare ad un'alterazione nel determinismo sessuale, che può dar luogo a tale genere di ermafroditismo. Ad ogni modo l'autore ha il merito di essersi posto nettamente il problema della causa che produce il fenomeno.

Ritornando al caso della planaria descritta, poichè le condizioni esterne d'ambiente in cui si trovava l'animale erano quelle normali, bisogna ricercare se la causa del fenomeno è dovuta ad un'alterazione delle condizioni interne. Nella planaria a cui erano stati asportati, come dissi, gli ovari, la neoformazione di altri numerosi organi genitali femminili non può interpretarsi come una rigenerazione multipla di organi asportati, poichè fra i numerosi individui che hanno subito tale operazione, in quest'unico caso si osserva tale particolarità.

E in quest'unico caso troviamo però un fatto assai interessante. Oltre agli oociti così numerosi e diffusi, si trovano anche nell'interno dell'animale dei corpi particolari che debbono essere interpretati come organismi parassiti. Sono specie di cisti (Fig. 1, *sp*) contenenti numerosissimi corpi rotondi in ciascuno dei quali vi sono da due ad otto e più corpuscoli che si colorarono intensamente coi colori nucleari. Tali cisti hanno l'aspetto di cisti di Cnidosporidi che si trovino nel periodo detto da DOFLEIN propagativo, e precisamente nello stadio di pansporoblasti. Le cisti sono tutte ad uno stadio quasi identico: in alcune (Fig. 4 è visibile un substrato protoplasmatico in cui sono differenziati gli sporoblasti; in altre, invece (Fig. 3), tutto l'interno della cisti è occupato da tali corpi. Non avendo potuto vedere alcuna spora già formata, non mi fu

possibile determinare il genere nè, dato che si tratti d'una specie nuova, avvicinarla ad altre note.

Già HALLEZ trovò altri sporozoi parassiti di planarie, come le gregarine; altre cisti trovate numerose nella *Planaria fusca* egli ritiene siano di sporozoi: ma dal quadro dato da AUERBACH nel suo recente trattato sui Unidosporidi risulta come questi sporozoi, che vennero trovati parassiti di molti vermi come del genere *Ascaris*, *Taenia*, *Scolopax*, *Tubifer*, *Actinurus* ecc., non vennero ancora osservati in alcun triclade. Questo caso nuovo potrebbe indurre gli studiosi a far ricerche per scoprire altre planarie infette e adoperando una tecnica appropriata determinare la specie che ne è parassita.

Per quanto riguarda la conformazione anormale degli ovarii di questa planaria, infestata dal parassita, è probabile che la presenza di quest'ultimo abbia influito su tale conformazione. Stimoli di natura chimica vennero probabilmente esercitati dal parassita mediante sostanze propagatesi attraverso la rete parenchimatosa, determinando così il fenomeno. A conferma di ciò sta il fatto che fra le numerose (circa 50) planarie ch'io studiai sulle rispettive serie di sezioni, quella sola che contiene tali parassiti, presenta l'ovario diffuso.

Al chiarissimo PROF. GIARDINA, che mi prestò largamente aiuto e consiglio, le mie più vive grazie.

Istituto di Anatomia e Fisiologia Comparate. R. Università, Pavia.

Bibliografia

1879. Hallez, P. — Contribution a l'histoire naturelle des Turbellariés: *Lille*, p. 83-86.
1896. Pelseneer, P. — L'hermaphroditisme chez les Mollusques: *Arch. Biol. Tome 11*, p. 57.
1902. A n c e l, P. — Sur l'hermaphroditisme glandulaire accidentel et le déterminisme cyto sexuel des gamètes: *Arch. Z. Exper. Tome 10*, p. 84.
1909. D o f f e i n, F. — Lehrbuch der Protozoenkunde: *Jena*, p. 613.
1910. A u e r b a c h, M. — Die Knidosporidien: *Leipzig*, p. 36.

Spiegazione della Tavola 2.

Tutte le figure riguardano la *Planaria torva* M.

- Fig. 1. — Sezione trasversale della planaria in corrispondenza della faringe:
o - oocite, t - testicolo, sp - sporozoo parassita. Ingrand. ca. 60.
- 2. — Oocite incapsulato in un testicolo. Sezione trasversale. Oc. 4, Ob. Imm. 1''/15 KORISTKA. Ingrand. 650 d. circa.
- 3. — Cisti dello sporozoo parassita. Sezione trasversale. Oc. 4, Ob. Imm. 1''/15 KORISTKA. Ingrand. 650 d. circa.
- 4. — Altra cisti in sezione trasversale. Oc. 4, Ob. Imm. 1''/15 KORISTKA. Ingrand. 650 d. circa.

N. B. La Fig. 1 è stata eseguita dalla signorina V. ARCELLASCHI, laureanda.

La rigenerazione degli ovari nelle planarie

Ricerche

della

Dott.^a Antonietta Monti

con la tavola 3

I numerosi esperimenti fatti per scoprire se gli animali privati di cellule germinali siano capaci di rigenerarle e, nel caso positivo, in qual modo avvenga tale rigenerazione, hanno condotto a risultati diversi e spesso contrari tra loro a seconda degli animali su cui sono stati tentati.

Tale quesito assume particolare importanza quando venga messo in rapporto colle idee, oggi prevalenti, che le cellule germinali non possano prender origine da quelle somatiche, conformemente alla teoria di WEISMANN sul plasma germinativo. Questa teoria, infatti, ammette com'è noto, che il così detto plasma germinativo sia proprio delle cellule sessuali, mentre le somatiche contengano un plasma diverso e specializzato, e che il primo venga trasmesso, immutato, da una generazione all'altra. Cellule germinali e cellule somatiche pare differiscano fra loro per la quantità di sostanza cromatica, la quale arriverebbe in maggior copia alle prime, com'è stato dimostrato dal BOVERI (1887) nella segmentazione dell'uovo di *Ascaris megalocephala*, in cui le cellule madri delle cellule somatiche subiscono una riduzione quantitativa della sostanza cromatica, mentre alle cellule germinali perviene integralmente la cromatina dell'uovo fecondato: e come fu dimostrato dal GIARDINA (1901) per gli oociti e le cellule nutrici del *Dytiscus*: queste, infatti, pur provenendo dalla divisione della stessa oogonia, ricevono in quantità ridotta la cromatina che perviene, invece, completa agli oociti. Ammessa questa distinzione fra le due sorta di cellule e ammessa la continuità del plasma germinativo, come potrebbero formarsi delle nuove cellule germinali in un organismo, in cui esse siano state completamente distrutte?

Gli esperimenti fatti sugli animali superiori hanno dato risultati che sono conformi alla veduta del WEISMANN: è noto, infatti, che in tali animali la castrazione porta alla sterilità. Negli esperimenti di PTEXAR (1900) e d'altri che, estirpata la metà dell'ovario di un coniglio, videro che l'epitelio germinativo, subito dopo l'operazione, incomincia a proliferare, riproducendo la metà mancante, non hanno importanza pel nostro argomento; perchè, se i dati sono esatti, si è sempre nel caso generale di un tessuto che ne rigenera dell'altro simile, il che non dimostra che gli elementi germinali siano rigenerati da tessuti somatici.

Nemmeno per gli stadi giovanili di sviluppo si sono ottenuti risultati decisivi. Recentemente il LEVI (1905) fece alcuni interessanti esperimenti su larve di *Ambly*, in cui le cellule germinali hanno una differenziazione relativamente precoce; egli si propose di distruggere con lesioni, tutto l'abbozzo urogenitale di larve di *Bufo vulgaris* in modo da renderle, presumibilmente, prive di elementi germinali, per vedere se tali larve, continuando a crescere, restavano asessuate, oppure « avveniva una postgenerazione di elementi germinali a spese di cellule somatiche (pag. 299) ». In tal modo egli otteneva, oltre a larve che mostravano corpi genitali in sede normale, delle larve con corpi genitali in sede anomala. Per queste ultime l'anomalia era da attribuirsi, secondo l'autore, alle alterazioni che l'operazione aveva determinato negli organi vicini a quelli operati. Invece per quelle normali si poteva ragionevolmente pensare che i nuovi elementi germinali si fossero riformati a spese di elementi somatici. Senonchè l'autore fa osservare che non gli fu possibile accertarsi in modo assoluto d'avere, colle lesioni praticate, distrutto tutte le cellule germinali, per cui egli dice, pag. 310: « È dubbio da quali elementi siano rigenerati i corpi genitali, se da cellule germinali sfuggite alla distruzione, oppure da cellule somatiche ». Siccome, d'altra parte, egli ottenne anche delle larve asessuate, questi risultati non decidono la quistione; se mai, parlano piuttosto in senso negativo.

Per gli animali inferiori, invece, i risultati ottenuti sono ben diversi. Le idre, com'è noto, tagliate in numerose parti, riformano altrettanti animali completi capaci di riprodursi per via sessuale. Le tubularie pure, secondo DRIESCH (1896) possono rigenerare gli organi riproduttori. Ma, trattandosi qui di animali capaci di riprodursi per via agamica, non può parlarsi di rigenerazione vera di elementi germinali.

Per gli echinodermi la rigenerazione degli organi riproduttori, asportati insieme coll'intestino, venne osservata nel *Tyone fusa* da NOLL (1881); e anche nelle braccia rigenerate di stelle di mare possono secondo KING (1898) formarsi gli organi riproduttori. Cosicchè anche per questa classe di animali vi è possibilità di rigenerazione degli elementi germinali.

Si presenta ora naturale l'idea di ricercare in quale punto della scala zoologica incominci la distinzione assoluta fra cellule germinali e cellule somatiche, cosicchè le une non possano più derivare dalle altre; e, in particolare di sperimentare se la rigenerazione degli elementi germinali sia possibile in animali che, presentando un notevole potere di rigenerazione, non siano capaci di riprodursi per via agamica e posseggano le cellule germinali ben distinte e localizzate in una regione del corpo in modo che, distrutta questa, non restino più elementi simili nel corpo dell'animale.

A tali condizioni appunto rispondono i tricladi, i quali presentano due ovai localizzati nel terzo anteriore del corpo appena dietro il cervello, mentre tutto il resto del corpo è privo, in modo assoluto, di cellule germinali femminili; per cui, asportata la regione degli ovai, si può ritenere che nell'animale non esistano più cellule formatrici di oociti.

Benchè siano stati fatti innumerevoli esperimenti sulla rigenerazione delle planarie, i risultati, per quanto riguarda gli ovai, sono stati si può dire, quasi tutti negativi. LENXERT (1893) dice che « come non può diversamente aspettarsi » (pag. 329) i pezzi rigenerati di planarie non mostrano alcun indizio di organi riproduttori.

SCHULTZ (1902) osservò nelle planarie d'acqua dolce la rigenerazione dei testicoli, che compaiono appena riformato l'apparecchio riproduttore e l'organo copulatore; egli ritiene che essi siano dovuti a differenziazione del parenchima. Ma non poté constatare la rigenerazione degli ovai.

Invece nelle planarie marine, in cui gli ovai sono numerosi e sparsi in tutto il corpo come i testicoli, la rigenerazione degli elementi femminili avviene come fu osservato dallo stesso SCHULTZ e anche da R. MOXTI (1900). Ma anche in questi casi, tanto per gli ovai dei policladi che per i testicoli dei tricladi, tali risultati non hanno importanza pel nostro problema perchè in qualunque parte del corpo vi sono sempre elementi germinali di quel sesso

e quindi cellule formatrici che possono determinare la neo-formazione di elementi simili.

L'unico caso di rigenerazione di ovari nei trieladi è quello riferito da MORGAN (1902): avendo tagliato delle *Planariae lugubres* in due parti con un taglio trasversale, presumibilmente dietro gli ovari, ottenne da tutti i pezzi posteriori dei vermi interi e, avendo sezionato uno di questi, vi scorse gli ovari. Dopo qualche mese vide anche che tali vermi deposero dei bozzoli.

L'autore però non fece nessuna prova per assicurarsi d'avere, col taglio trasversale, asportato completamente gli ovari dal pezzo anteriore; quindi il risultato da lui ottenuto, per quanto probabile, non può essere considerato come decisivo, tanto più se si tien conto di quelli negativi ottenuti da tutti gli altri autori.

BERNINGER (1911), studiando gli effetti del digiuno sulle cellule germinali di planarie lasciate prive di nutrimento, osservò che in vermi tenuti digiuni dapprima gli oociti diminuiscono di volume, poi si riducono di numero finchè dopo 8 o 9 mesi di digiuno, venendo riassorbiti, scompaiono completamente. Nutrendo allora gli animali rimasti così privi di ovari, questi si riformano in breve tempo: ma non però in tutti i casi, poichè in un esemplare di *Planaria torva*, che era rimasto 9 mesi digiuno, gli ovari non ricomparvero neanche dopo 5 mesi di nutrizione.

Nell'accingermi a render note le mie ricerche, mi è grato esprimere la mia riconoscenza all'egregio prof. A. GIARDINA, che ad esse mi indirizzò, guidandomi poi gentilmente nel lavoro.

Feci i miei esperimenti sulla *Planaria torva* M. specie che trovai abbondantissima sotto le pietre nelle acque correnti dei dintorni di Pavia.

Tali vermi io tagliai trasversalmente in due parti appena davanti alla faringe, com'è indicato nella fig. 1, in modo che la parte posteriore rimanesse priva di ovari possedendo solo testicoli; e per assicurarmi di avere, con tale operazione, asportato effettivamente gli ovari, studiai, in serie, le sezioni dei pezzi anteriori per accertarmi della loro presenza in questi.

Le parti rimaste prive di ovari vennero tenute in vasi cristallizzatori in cui rinnovavo l'acqua ogni giorno.

Devo notare a proposito delle mie operazioni di tecnica, che mi servì ottimamente come fissatore il liquido di CHSENKOFF; esso

ha sul liquido di LANG, il vantaggio che, versato sul dorso dell'animale, lo fa distendere perfettamente, senza che i tessuti subiscano raggrinzamento alcuno. Le sezioni vennero colorate con emallume ed eosina.

I pezzi tenuti per la rigenerazione si completavano in circa dieci giorni, riformando la parte anteriore cogli occhi ed il cervello: ma, sezionando questa, non si poteva vedere, oltre il tegumento, che una massa di parenchima, sotto l'aspetto di un reticolato in cui erano sparsi qua e là radi nuclei, le due masse cerebrali e gli occhi; le cellule germinali mancavano assolutamente.

Lasciai allora un tempo maggiore alla rigenerazione e in pezzi operati l'8 marzo potei osservare, due settimane dopo, nella parte rigenerata, la presenza di due testicoli, aventi l'aspetto di un gruppo di cellule ammassate colla loro forma caratteristica di spermatoцити, più intensamente colorate di quelle parenchimatiche circostanti.

Testicoli invece completamente maturi e normali presentava un'altra planaria due mesi dopo l'operazione. Questi risultati, mentre confermavano quelli ottenuti da SCHULTZ (1902) non potevano avere importanza pel nostro problema per la ragione sopra detta.

Sono anch'io propenso a ritenere che i nuovi testicoli siano derivati per differenziazione dal parenchima come opinava lo SCHULTZ. Ma anche qui mancavano assolutamente gli elementi femminili i quali difettano pure in rigenerati di 3 mesi.

Intanto le planarie, non essendo nutrite, erano diminuite considerevolmente di volume, si da ridursi ad un terzo della grandezza normale; allora le nutrii con lombrici che esse distruggevano voracemente tanto da raggiungere, in breve tempo, le dimensioni normali.

Il lavoro di BERNINGER (1911), uscito quando i miei esperimenti erano compiuti, dimostrò poi, infatti, come sia nocivo il digiuno alla formazione oltrechè alla vita stessa degli oociti.

In queste nuove condizioni lasciai le planarie per ben 6 mesi dai primi di maggio, in cui le tagliai, fino a dicembre, epoca in cui esse raggiungono la maturità sessuale. Se in tal tempo, in cui le planarie depongono le uova, quelle operate si fossero mostrate prive di uova, si poteva concludere che tali organi non si rigeneravano.

Invece tutte le planarie, che erano state operate, fissate in tale epoca, mostrano nuovi ovai ben conformati con oociti di

primo ordine in gran numero e in diversi stadi di accrescimento: oociti che, confrontati con quelli d'individui normali, (Fig. 3), non ne differiscono in modo apprezzabile. La Fig. 4 mostra in sezione trasversale un ovario di planaria che ha rigenerato la parte anteriore con tali organi, in 6 mesi (da giugno a dicembre).

E non soltanto per gli animali che avevano subito l'operazione descritta, ma anche per altri, che aveva tagliato longitudinalmente in due come dalla Fig. 2, in modo da aversi per ciascuna metà una sola massa gangliare del cervello, un solo occhio, metà faringe e l'apparecchio copulatore pure diviso per metà, potei constatare la neoformazione dell'altro ovario.

Alcune planarie, operate il 15 luglio, in pochi giorni rigenerarono la metà mancante, cosicchè da ciascuna planaria ne ottenni due normali, che dopo un mese mostravano anche i testicoli ma non gli ovari; in altre, operate lo stesso giorno e fissate il 20 febbraio trovai ambedue gli ovari perfettamente sviluppati e normali, sì che non si potrebbe distinguere dall'aspetto quello rigenerato dall'altro.

Ritornando poi ad esaminare le sezioni di planarie che ritenevo senza ovari, potei scorgere in una di queste operata l'8 marzo e fissata il 9 giugno, cioè dopo tre mesi, un oocite ben differenziato (Fig. 5), in posizione normale, circondato da cellule parenchimatiche: era questa una prima cellula dell'ovario, che s'andava costituendo, alla quale si sarebbero aggiunte altre in modo da dare un ovario pluricellulare.

Riassumendo, risulta in modo sicuro da queste ricerche che i tricladi sono capaci di riformare gli ovari quando questi siano stati completamente asportati ».

Altre planarie che, dopo l'operazione, vennero tenute ancora maggior tempo in osservazione, dopo aver rigenerata la parte mancante, deposero a loro tempo i bozzoli, da cui più tardi nacquerò i piccoli vermi, confermando nel modo più sicuro che gli ovari neo-formati erano normali ed atti alla riproduzione.

Il fatto che lo SCHULTZ ed altri AA. non hanno potuto constatare la rigenerazione degli ovari si può spiegare quando si pensi che essi fecero le loro osservazioni dopo un periodo rigenerativo troppo breve e non pensarono di aspettare l'epoca della maturità sessuale, o forse anche temerò digiuni gli animali.

Si presenta ora naturale la domanda: « donde hanno avuto origine i nuovi ovari? » Disgraziatamente qui manca l'osservazione

diretta, poichè nei numerosi preparati di pezzi rigenerati, eh'io studiavi, non mi fu mai naturalmente possibile scoprire oociti in via di formazione. Essi mancavano assolutamente, oppure vi erano già ben differenziati colla loro forma e la loro costituzione caratteristica, sebbene in vari stadi di accrescimento.

Parrebbe che si dovessero vedere gli stadi del passaggio graduale dalle cellule parenchimatiche alle cellule-ovo, che si trovano come immerse in mezzo ad esse, tanto più nel caso citato dell'ovario ad una sola cellula; invece, come dissi, io non potei cogliere nessun momento di tale trasformazione. D'altra parte, poichè non esistevano nella parte posteriore, che ha riformato gli ovari, cellule della stessa natura, è logico pensare ch'esse siano derivate da cellule somatiche e probabilmente da quelle parenchimatiche, come si ritiene per gli altri organi. Però nella parte del verme, privata degli ovari, erano rimasti delle cellule germinali: quelle maschili. Si potrebbe quindi pensare che nella rigenerazione, mentre andavano formandosi nuovi testicoli, talune cellule parenchimatiche, abbozzi di cellule germinali, destinate a fornire elementi maschili, si siano, per così dire, in vista del bisogno, trasformate in oociti.

A mostrare come quest'ipotesi, non sia priva di fondamento, ricorderò che in molti animali ermafroditi, come nei molluschi, le stesse cellule in una sola ghiandola possono dar origine a spermatozoi e ad oociti; non solo, ma abbiamo anche dei casi più interessanti, in cui nella ghiandola genitale di un certo sesso può formarsi un numero più o meno grande di elementi dell'altro sesso. Sono i cosiddetti casi di ermafroditismo glandulare accidentale, che vennero osservati in quasi tutti i gruppi animali e eh'io credo d'aver constatato in una delle planarie che mi servirono per questi esperimenti come risulta dalla mia precedente memoria « *Sopra un caso di ovarii diffusi in un triclade* ».

Senonchè io non ho alcun dato di osservazione che mi autorizzi ad ammettere come vera, per quanto probabile, l'ipotesi sopra enunciata. D'altra parte quelle planarie che, tagliate longitudinalmente in due, rigenerarono la metà mancante, pur possedendo un ovario intatto in ogni metà, in due mesi di tempo non riformarono l'altro; ma esso comparve dopo 6 mesi e tutto ciò senza che il vecchio ovario subisse, per quanto potei vedere, modificazione alcuna.

Rimane ancora una possibilità la quale sembra avere le maggiori probabilità; che cioè i nuovi ovari siano derivati da cellule parenchimatiche.

Comunque sia, che si tratti di cellule parenchimatiche, o di cellule progerminali maschili, trasformatesi in oociti, tale trasformazione sarebbe indotta da particolari stimoli derivati dall'assenza degli ovai.

È da notarsi, però, che in quelle planarie che furono tagliate longitudinalmente in due parti, la presenza di un ovario non bastò, come abbiamo visto, ad impedire la formazione dell'altro: ciascun ovario basta dunque a saturare, per così dire, una metà del corpo, mentre per l'altra metà rigenerata si sono determinati quegli stimoli, quelle condizioni, cui accennavo, che portano alla formazione di un nuovo ovario, venendo così rispettata anche nel modo di estrinsecarsi, di agire di questi stimoli, la simmetria bilaterale propria dell'animale.

È interessante, infine, rilevare la grande lentezza con cui si compie la rigenerazione degli ovai: dalla quale lentezza si deve arguire che tale rigenerazione incontri una certa difficoltà nel suo svolgimento, come se forti impedimenti l'ostacolassero. Tale difficoltà appare ancora maggiore quando si pensi alla velocità con cui si compie la rigenerazione degli altri organi, compresi i testicoli, nelle planarie. Per ciò questi animali sembrano segnare un primo passo verso la serie di quelli in cui si verificano quei processi, per cui tale rigenerazione degli ovai non è più possibile e per quali bisogna ritenere che sia assoluta la distinzione fra cellule germinali e cellule somatiche.

Istituto di Anatomia e Fisiologia comparate. R. Università, Pavia.

Bibliografia

1881. Noll, I. C. — Biologische Bemerkungen: *Z. Garten*, 22 Bd., p. 171.
1885. Weismann, A. — Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung: *Jena*, p. 43.
1887. Boveri, Th. — Ueber Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris megalocephala*: *Anat. Anz.*, 2 Bd., p. 688.
1892. Lehnert, G. H. — Beobachtungen an Landplanarien: *Arch. Naturg.*, 57 Bd., p. 328.
1892. Chischkoff, G. D. — Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce: *Arch. Biol.*, Tome 12, p. 438.
1896. Driesch, H. — Zur Analysis der Reparationsbedingungen bei *Tubularia*: *Vierteljahrsschrift Nat. Ges. Zürich*, 41, Fahrg., p. 425.
1898. King Helen, D. — Regeneration in *Asterias vulgaris*: *Arch. Entwicklunsmech.*, 7 Bd., p. 351.
1900. Pagnat, A. — Note sur la régénération expérimentale de l'ovaire: *C. R. Soc. Biol. Paris*, Tome 52, p. 265.
1900. Monti, R. — La rigenerazione nelle planarie marine: *Mem. Istit. Lombardo, Milano*, Vol. 49, p. 13.
1901. Giardina, A. — Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*: *Internat. Monatschr. Anat. Phys.*, 18 Bd., p. 417, Taf. 17-23.
1902. Schultz, E. — Aus dem Gebiete der Regeneration bei Turbellarien: *Zeit. Wiss. Z.*, 72 Bd., p. 1, Taf. 2.
1902. Morgan, T. H. — Growth and Regeneration in *Planaria lugubris*: *Arch. Entwicklunsmech.*, 13 Bd., p. 185.
1905. Levi, G. — Lesioni sperimentali sull'abbozzo urogenitale di larve di Anfibi e loro effetti sull'origine delle cellule sessuali: *Arch. Entwicklunsmech.*, 19 Bd., p. 295, Taf. 15-16.
1911. Berninger, I. — Einwirkung des Hungers auf Planarien: *Z. Jahrb. Allg. Th.*, 30 Bd., p. 198.
1912. Monti, A. — Sopra un caso di ovari diffusi, in un Triclade, dovuto probabilmente al parassitismo d'uno sporozoo: *Arch. Z. Ital.*, Vol. 6, p. 21, Tav. 2.

Spiegazione della Tavola 3.

Tutte le figure riguardano la *Planaria torca* M.

- FIG. 1. Taglio trasversale praticato anteriormente alla faringe.
• 2. Taglio longitudinale in due parti uguali.
• 3. Sezione trasversale di un ovario normale. Oc. 4. Ob. Imm. $\frac{10}{15}$ KORISTKA. Ingrand. 650 d. circa.
• 4. Sezione trasversale di un ovario rigenerato. Oc. 4. Ob. Imm. $\frac{10}{15}$ KORISTKA. Ingrand. 650 d. circa.
• 5. — Sezione trasversale di un oocite rigenerato dopo 3 mesi dall'operazione. Oc. 4. Ob. Imm. $\frac{10}{15}$ KORISTKA. Ingrand. 650 d. circa.

La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico

Memoria

di

Paolo Della Valle

con le tavole 4, 5
e 75 incisioni

Introduzione

I rapporti tra la morfologia nucleare
e la chimico-fisica.

I vari fenomeni che ci presenta la morfologia della cromatina nucleare durante il suo ciclo debbono e possono essere studiati in modo assolutamente obbiettivo e scevro di pregiudizi, come se si trattasse di fatti del mondo inorganico, per vedere se e fino a qual punto essi siano riportabili all'azione di quelle semplici forze molecolari che agiscono anche fuori della sostanza vivente. Questo affermai nel 1909 (P. DELLA VALLE '09 p. 107-109 e 157) e specialmente in una nota preliminare del presente lavoro letta al Congresso dell'Unione Zoologica Italiana tenutosi a Napoli nel settembre 1910, e pubblicata poco dopo nel *Monitore Zoologico Italiano*¹; e io appunto mi propongo qui di dimostrare.

In questo studio vengono sistematicamente analizzate tutte le manifestazioni della cromatina nucleare, dal solo punto di vista della morfologia citologica, cioè prescindendo completamente da qualunque ipotesi o discussione sulla natura chimica² di questa sostanza o sulla sua importanza nei fenomeni dell'eredità.

Per ciascuna di tali manifestazioni, in generale viene seguito il seguente metodo:

I. Esposizione il più possibilmente obbiettiva dei caratteri principali del fenomeno nelle condizioni normali nei più diversi orga-

¹ Cfr. anche P. DELLA VALLE '11² p. 149.

² Cfr. anche FISCHER '99 p. 191-2.

nismi ed in condizioni anormali spontanee o sperimentalmente provocate, sintetizzando tutte le notizie relative sicure.

Grande cura ho posto nel cercare di determinare quanto di ciò che si osserva è da considerare come reale e quanto è invece dovuto ad artefatti di preparazione. Perciò appunto ho dato la massima importanza alle osservazioni fatte sul vivo ¹⁾; ma specialmente ho cercato di sceverare quanto più fosse possibile nelle notizie pubblicate i fatti reali dalle semplici supposizioni; giacchè, come è noto ²⁾, disgraziatamente molto spesso queste hanno una grande influenza anche sulla stessa descrizione obbiettiva di quelli.

Pure essendomi servito di tutti i dati obbiettivi pubblicati dagli autori che mi hanno preceduto, ho cercato sempre per quanto mi è stato possibile di controllarli personalmente. Per alcuni argomenti anzi (specialmente comportamento delle torsioni profasiche e differenze di grandezza fra i varii cromosomi), poichè le notizie obbiettive mancavano assolutamente, o erano eccessivamente scarse data la loro importanza, o infine le mie osservazioni non coincidevano con le notizie date dagli altri citologi, mi sono basato, nell'esposizione obbiettiva dei fatti, sulle mie osservazioni e determinazioni obbiettive che espongo nei capitoli relativi.

II. Ricerca e analisi di fenomeni morfologicamente simili per altre strutture citologiche, per vedere fino a qual punto si abbia il diritto di considerare in citologia caratteristico per la cromatina nucleare ciò che in essa si osserva.

III. Ricerca e analisi di fenomeni morfologicamente simili presentati da sostanze non organizzate, per vedere se realmente si abbia il diritto di considerare i fenomeni citologici esaminati come esclusivi delle sostanze organizzate e viventi. Poichè questo è il punto più grave di tutti e quello che più difficilmente i puri biologi possono essere indotti ad accettare, anche se immuni da preconceetti vitalistici, ho creduto necessario dilungarmi un poco più a lungo su tali fatti. Per chi desiderasse ulteriori notizie in proposito, rimando fin da ora, come nei relativi capitoli, ai manuali di WILH. OSTWALD ('02) per la chimico-fisica in generale; di ZSIGMONDY ('05) di WOLF. OSTWALD ('10) e di FREUNDLICH ('10) per quella dei colloidi; di DOELTER ('05) per la fisico-chimica mineralogica che pure molto ci interessa. Ciò che però è indispensabile

¹⁾ Cfr. FISCHER '99 spec. p. 277.

²⁾ Cfr. p. es. BOYER '04 p. IV.

supporre nei lettori è il desiderio di conoscere questi fatti prima di negare a priori l'esistenza di rapporti fra essi ed i fenomeni citologici.

IV. Analisi delle leggi generali di questi fenomeni e delle loro cause, ed applicazione relativa all'interpretazione obbiettiva dei fenomeni presentati dalla morfologia della cromatina.

In questo modo, come si vede, il presente lavoro vuole essere soprattutto una sintesi, il più possibilmente completa, delle nostre conoscenze attuali reali su questo che viene attualmente considerato come il più importante dei problemi della citologia, e non della citologia soltanto, secondo l'indirizzo che a me sembra il solo che possa essere considerato scientifico. Nello stesso tempo esso è anche un programma di ulteriori lavori in questa direzione.

La presente analisi però sarà limitata esclusivamente al lato fisico dei fenomeni, sempre relativamente semplice, senza nemmeno sfiorare il lato chimico che è certo enormemente complesso. Allo stato attuale delle nostre conoscenze sulla natura chimica dei componenti della cellula in genere, anche il solo pensare di potere avvicinarsi a comprendere le linee fondamentali degli scambi chimici — la causa vera di tutti i fenomeni cellulari — è assurdo; e le affermazioni in proposito che qualcuno fa, sono completamente antiscientifiche.

Nonostante poi che necessariamente debba essere oggetto principale di questo studio della morfologia della cromatina, l'analisi delle forme con le quali questa si presenta durante la mitosi, in questo lavoro non tratterò punto le questioni sulla così detta meccanica della mitosi, che parecchi autori hanno creduto di avere completamente spiegata, con ipotesi varie basate su attrazioni e repulsioni magnetiche ed elettriche, diffusioni, espansioni, contrazioni, fibre muscolari, fili elastici, colloidi e membrane semipermeabili, raggiungendo così il non lodevole risultato di screditare completamente per insufficiente analisi dei fenomeni ed eccessiva libidine di interpretazioni più o meno verosimili questo difficile capitolo della biologia e della fisica della cellula.

E non solo non tratterò della meccanica della mitosi in quanto concerne i centrosomi ed il fuso acromatico, ma nemmeno in quanto concerne le modificazioni citoplasmatiche di natura più generale e che con ogni probabilità debbono avere influenza anche nel determinismo dei fenomeni nucleari.

E ciò perchè io non mi propongo qui nemmeno di dare una « spiegazione » delle diverse apparenze della cromatina, determinandone le cause, ma solo una « descrizione » dei fenomeni in termini fisici, per vedere fino a qual punto si tratti di semplici analogie formali accidentali, o non invece piuttosto la coincidenza del comportamento dei fenomeni della morfologia della cromatina e di determinati fenomeni presentati da sostanze non organizzate, si mantenga costantemente notevole in tutti i momenti ed anche nelle condizioni anormali, e si abbia quindi il diritto ¹⁾ di considerare i due ordini di fenomeni realmente molto simili fra di loro ²⁾. Come si vede questa posizione e queste ricerche mentre si riattecano agli studi di SACHS, ROUX, GIARDINA, RHUMBLER ed altri sull'analisi fisica di vari dei fenomeni cellulari, ed hanno anche legami con gli studi di BITSCHLI, di QUINCKE, di GALLARDO, di LIESEGANG e di altri che cercano di riprodurre con modelli inorganici alcuni dei fenomeni elementari citologici, non hanno nulla a che fare con le concezioni dell'illustre fisico LEHMANN, e tanto meno con quelle di SCHROX, di BENEDIKT, di MÜNDEN e di altri che, invertendo i termini del problema, cercano di trasportare nel mondo inorganico la terminologia presa dalla vita.

Ciò che io qui mi propongo può essere chiaramente espresso ripetendo alcune parole di ALFRED FISCHER ³⁾ che brillantemente applicò questo metodo alla struttura del protoplasma: « Es ist.... notwendig, dass man erst einmal die in der lebenden und fixierten Zelle sichtbaren Strukturen mit den structurirten Fällungen der Eiweisskörper sorgfältig vergleicht um zu ermitteln wie viel davon eine wirkliche « Lebensstruktur » ist, wie viel als farbiger Abglanz des Lebens nur deshalb entsteht und entstehen muss, weil das Protoplasma aus Eiweisskörpern besteht, die auch ohne den Odem des Lebens protoplasmagleiche Strukturen annehmen ».

¹⁾ Cfr. spec. ROUX '95 p. 92 e '97 p. 251-4.

²⁾ Questo indirizzo, come vedremo in seguito, è soprattutto giustificato dal fatto che la comparsa di forme determinate da un sistema omogeneo, e specialmente la scomparsa di queste ricostituendo le condizioni di primitiva omogeneità, non ha analogie coi fenomeni vitali propriamente detti, mentre molti fenomeni simili si possono verificare per sostanze non organizzate.

³⁾ FISCHER '99 p. 295, v. anche p. 278.

I. I caratteri del nucleo intercinetico

Proprietà fisiche del nucleo.

Esorbiterebbe dall'argomento che ci siamo proposti di svolgere, una trattazione completa dei caratteri e delle proprietà fisiche ¹⁾ del nucleo cellulare in tutti gli organismi. Senza tener conto delle ricerche fatte su questo argomento dal solito punto di vista citologico-descrittivo, per le quali basta rimandare ai noti manuali di citologia di FLEMMING ('82 p. 86-190), HENNEGUY ('96 p. 63-139), HACKER ('99 p. 27-46), WILSON ('00 p. 31-41), HEIDENHAIN ('07 p. 111-214), O. HERTWIG ('06 p. 27-57), i caratteri del nucleo sono stati considerati dal punto di vista fisico specialmente nei lavori di BERTHOLD ('86), BRASS ('84), VAN BAMBEKE ('85), FISCHER ('99), ALBRECHT ('02¹ o '02²), GURWITSCH ('04), FAURÉ-FREMIET ('09), P. DELLA VALLE ('11), ENRIQUES ('11). Qui ci basta ricordare alcuni dei risultati finora ottenuti per ciò che riguarda la natura della sostanza nucleare, limitandoci ai casi in cui non vi è alcuna possibilità di discussione sull'esistenza di un nucleo.

Le osservazioni sul vivo, che sono le sole di cui si deve tener conto in questi argomenti, permettono, coi mezzi microscopici soliti, di riconoscere il nucleo, nel massimo numero dei casi ²⁾. Frequentemente ciò è dovuto al fatto che il nucleo spicca come un'isola più perfettamente omogenea in mezzo al citoplasma più grossolanamente granulare per natura propria o per inclusioni di varia natura: ovvero è riconoscibile soprattutto perchè perfettamente incolore in mezzo al citoplasma colorato, anche intensamente (p. es. peli staminali di alcune tradescanzie). In altri casi, invece, non vi è sensibile differenza tra l'omogeneità nucleare e quella citoplasmatica nè differenza di colore, ed allora la possibilità della distinzione del nucleo dipende dalla differenza dell'indice di rifrazione

¹⁾ Interessantissima sarebbe specialmente un'analisi completa del rapporto tra il nucleo e il citoplasma per i dati obbiettivi (cfr. ERDMANN '10) considerato dal punto di vista degli equilibri chimici. Nel mio lavoro sulla soluzione del nucleo nel citoplasma (P. DELLA VALLE '11¹), si trova trattata specialmente la parte che riguarda lo sviluppo di superficie tra la fase nucleare e quella citoplasmatica; qui a pag. 53-56 sono analizzate da tale punto di vista, le variazioni del volume nucleare, specialmente in rapporto all'aumento che esso subisce alla profase

²⁾ Cfr. spec. FLEMMING '82 p. 86-88.

fra le due fasi. Infatti, osservazioni sul vivo fatte appunto in queste condizioni, dimostrano che il nucleo si comporta all'osservazione microscopica allo stesso modo di una goccia liquida posta in un altro liquido in cui il primo non sia miscibile e che abbia un minore indice di rifrazione di esso ¹⁾ (p. es. xilolo in acqua). Il nucleo cioè, a messa a fuoco alquanto alta, presenta un anello più oscuro verso la sua periferia, ed a messa a fuoco alquanto bassa un alone esterno più chiaro ²⁾. Se la differenza di indice di rifrazione tra nucleo e citoplasma, spesso debole, è addirittura nulla, naturalmente il nucleo sul vivo non sarà visibile ³⁾, pur esistendo ed essendo nettamente limitato dal citoplasma ⁴⁾.

Quanto allo stato di aggregazione del nucleo, tutte le osservazioni fatte sul vivo mediante dilacerazioni o con altri metodi ⁵⁾, come pure l'insieme delle deduzioni che si possono trarre dall'analisi fisica delle forme che esso può presentare ⁶⁾, concordano nella conclusione che lo stato di aggregazione del nucleo si può considerare come posto al limite fra il liquido e il solido, cioè il nucleo ha le proprietà di un liquido a viscosità altissima. Secondo le esperienze di FAURÉ-FREMIET ('10), la viscosità non sarebbe nemmeno costante per un determinato nucleo, potendo variare in modo reversibile dalla consistenza di un sol ⁷⁾ a quella di un gel per azione di soluzioni debolissimamente acide o alcaline.

¹⁾ Cfr. FLEMMING '82 p. 86.

²⁾ Per questo argomento cfr. CARPENTER '01 p. 428-430, fig. 366 e p. 1080; BÜTSCHLI '98 p. 11-16. Come è noto su questo fenomeno si fonda il metodo di BECKE per la determinazione dell'indice di rifrazione relativo di corpi microscopici. Determinazioni quantitative, date le dimensioni nucleari, sono quasi impossibili (cfr. APATHY '01 p. 596).

³⁾ Cfr. p. es. FLEMMING '80 p. 362.

⁴⁾ Per le questioni sull'esistenza o no di una membrana nucleare, v. p. 52 e cap. II, § 2.

⁵⁾ Cfr. BRASS '84, BERTHOLD '86 p. 48, SCHWARZ '02, VAN BAMBECKE '87, ALBRECHT '02².

⁶⁾ Cfr. spec. BERTHOLD '86 p. 163-5, KOLTZOFF '08 e P. DELLA VALLE '11¹.

⁷⁾ Adopero le parole « gel » e derivati per esprimere (cfr. p. es. BOTTAZZI '06 p. 314, FREUNDLICH '10 p. 408, 416) lo stato degli emulsoidi senza tensione superficiale libera, cioè come equivalente del tedesco *Gallerte* (cfr. p. es. WOLF, OSTWALD '10 p. 337), che non si può tradurre con l'italiano « gelatina » per la possibile confusione col significato di *Leim*; « sol » e derivati per i sistemi colloidali che possono invece assumere la forma di gocce. Come è noto, diverso è invece il significato che dà NERNST '09 p. 427) a queste parole, poichè gel è per lui il nome dei sistemi colloidali irreversibili e sol quello dei colloidali reversibili.

Meno importanti per noi sono i dati intorno al peso specifico del nucleo relativamente al citoplasma ed anche meno concordanti. Mentre infatti dalle osservazioni di ANDREWS ('02 p. 35) e da quelle di NEMEC ('10 p. 138-9) risulta che i nuclei nella centrifugazione si comportano come corpi più pesanti del citoplasma, Mc CLENDON ('08 p. 663) centrifugando energicamente uova di *Asterias* vide che la vescicola germinativa si spostava verso il centro di rotazione. È anche fatto notissimo che le uova di *Rana* che hanno una posizione determinata nello spazio, presentano sempre la vescicola germinativa, appiattita al polo superiore, ciò che dimostra come, almeno in quel caso, il nucleo è più leggero del citoplasma.

Struttura omogenea del nucleo dimostrata dall'osservazione microscopica ed ultramicroscopica.

Del nucleo « a riposo » però, a noi interessa qui specialmente di conoscere l'intima composizione realmente constatabile. Non credo che allo stato attuale delle nostre conoscenze obiettive si possa fare a meno di convenire con FISCHER ('99 p. 274) e specialmente con ALBRECHT ('02²) e TELLYESNICZKY ('02 e '05) sul fatto che il contenuto nucleare deve essere considerato come tipicamente omogeneo.

Ciò naturalmente non esclude che possano esistere realmente « differenziazioni » più o meno transitorie nel nucleo « a riposo ». Nelle condizioni di osservazioni più normali possibili, da vari osservatori coscienziosi, furono osservate spesso, anche nei nuclei viventi che non lasciavano riconoscere nessun accenno di divisione prossima o passata, oltre a granuli isolati anche formazioni filari o reticolari (v. anche FISCHER '99 p. 276). Basterà ricordare fra tante, (cfr. p. es. FLEMMING '82 p. 100-129; TELLYESNICZKY '05 p. 370-4; HEIDENHAIN '07 p. 113-116), le osservazioni sul vivo di apparenze di sinapsi nell'interno di nuclei di cellule genetiche, ormai troppo numerose perchè si possa trattare sempre di artefatti di pre-

ZSIGMONDY ('05 p. 165) dà il nome di falsi idrogeli ai colloidi solidi che si possono rendere nuovamente liquidi senza aggiunta di una sostanza diversa dal mezzo di dispersione, mentre riserva il nome di veri idrogeli per quelli in cui è necessaria a ciò l'azione di una sostanza peptizzante anche in piccola quantità; differenza fra gli uni e gli altri è pure quella che in generale la formazione dei primi è reversibile e quella dei secondi irreversibile. Nessuna di queste definizioni coincide perfettamente con la definizione originale di GRAHM (cfr. WOLF. OSTWALD '10 p. 81).

parazione o di illusioni sia involontarie che non (cfr. p. es. OETTINGER '08 p. 168. VEJDOWSKY '09 p. 10 e 66 etc.).

È anche bene insistere sul fatto che queste differenziazioni endonucleari possono essere in relazione con stati transitori delle cellule che non hanno nulla a che fare coi fenomeni di divisione. Ricorderò qui soltanto p. es. ciò che HUYE ('97) e specialmente ROSENBERG ('09²) descrivono nei nuclei delle cellule glandolari di *Drosopa* e Mc GILL ('09) per i nuclei delle cellule muscolari allo stato di riposo o di contrazione (v. anche NEMEC '10 p. 388 e 467). È anche importante, per ulteriori considerazioni, notare che dalle osservazioni p. es. di KÖHLER ('05 p. 229, fig. 5) per le cartilagini di larve di *Salamandra*, di GRAWITZ e GRÜNEBERG ('06) per i nuclei delle cellule del sangue dell'uomo e di SCHRÖTTER ('06 p. 368) per gli stessi elementi, risulta che le differenziazioni endonucleari dei nuclei viventi sono opache ai raggi ultravioletti della scintilla fra elettrodi di cadmio (275 μ), in modo proporzionale alla intensità della condensazione della cromatina di cui esse sono manifestazioni ¹. Riserbandoci di ritornare più ampiamente su questo argomento parlando delle proprietà dei cromosomi da questo punto di vista, è opportuno ricordare fin da ora che gli albuminoidi hanno in generale una notevole opacità per la luce ultravioletta, ciò che è stato determinato già fin dal 1879 da SORET e studiato più recentemente p. es. da COCRMONT e NOGIER ('00).

Con una centrifugazione straordinariamente energica, queste differenziazioni endonucleari si dimostrano di peso specifico maggiore del plasma nucleare (cfr. ANDREWS '02 e MOTTIER '99).

I risultati delle osservazioni ultramicroscopiche sui nuclei viventi, dovute specialmente a GAIDUKOW '06¹ e '06², FAURÉ-FRÉMIET '09 ed AGGAZZOTTI '10, confermano in generale le conclusioni sulla tipica omogeneità del nucleo dedotte dagli autori precedenti in base alle osservazioni semplicemente microscopiche. Perfettamente coincidenti fra di loro non si possono però considerare, GAIDUKOW infatti afferma ('06¹ p. 111) di non aver potuto distinguere ultramicroscopicamente i nuclei delle *Vaucherie* mentre l'osservazione ultramicroscopica del nucleo delle cellule dei peli staminali di *Tradescantia* gli ha mostrato che questo ha una struttura simile a

¹ Cfr. la discussione fra WEIDENREICH e TELLYESNICZKY a proposito del lavoro letto da quest'ultimo alla Anat. Gesellsch. (cfr. TELLYESNICZKY '07¹ p. 236).

quella del protoplasma, ma molto più compatta: le particelle poste molto dappresso l'una all'altra, formano un fitto reticolato. In un lavoro successivo afferma pure ('06² p. 192) che « le particelle ultramicroscopiche di dimensioni maggiori che si possono osservare nelle cellule (100 $\mu\mu$) si trovano nel nucleo, e questo sembra che sia molto compatto ». FAURÉ-FRÉMIET '09 giustamente insiste sulla facilità con la quale si può far passare il macronucleo degli infusorii ciliati viventi da ultramicronico in amicronico con una soluzione $\frac{N}{1000-500}$ di $Na OH$, e ciò in modo reversibile e perfettamente compatibile con la vita dell'infusorio. AGGAZZOTTI ('10 p. 251) trova che « i globuli rossi freschi di *Spelerpes*, come quelli di tutti gli animali a globuli nucleati, lasciano intravedere nel loro interno il nucleo che appare come una debole luminosità violacea appena visibile nel campo nero del globulo. Nei globuli freschi di *Spelerpes* il nucleo è così poco luminoso che nella fotografia non si riesce a vedere. Nella regione poi occupata dal nucleo, più spesso che nel rimanente della cellula, si possono osservare dei punti debolmente luminosi e colorati nei vari colori dell'iride, ma nei globuli freschi questi rimangono sempre poco evidenti e confusi ».

Lo stesso autore ('10 p. 293) trova anche gli spermatozoi di *Spelerpes* otticamente vuoti. Queste differenze di risultati delle osservazioni ultramicroscopiche non erano però imprevedibili, ed indirettamente confermano l'opinione che già ci eravamo formati sulla costituzione del nucleo. Infatti è noto (cfr. p. es. WOLF, OSTWALD '10 p. 107, 220) che la visibilità ultramicroscopica delle particelle colloidali è funzione della differenza di indice di rifrazione che esiste fra esse ed il mezzo di dispersione; e quindi gli emulsoidi e specialmente quelli in cui la differenza di concentrazione mutua dei due componenti nelle due fasi è minima, presentano solo una lieve luminosità diffusa. È anche noto (cfr. WOLF, OSTWALD '10 p. 156), che la visibilità ultramicroscopica di particelle isolate è possibile solo nel caso in cui queste non siano molto fitte, altrimenti le immagini singole di diffrazione si sovrappongono e si fondono e ne risulta una luminosità diffusa.

Si comprende quindi chiaramente come bastino piccole differenze di condizioni interne ed esterne (analoghe p. es. a quelle da cui dipende la visibilità o meno del nucleo all'osservazione microscopica sul vivo), per far sì che il nucleo o non sia addirittura visibile ultramicroscopicamente, o appaia otticamente vuoto, o ap-

paia solo come una luminosità diffusa o infine come fittamente granulare per particelle colloidali di diversa dimensione.

L'insieme di questi fenomeni non richiede per la sua realizzazione che la sostanza nucleare (come in generale la sostanza vivente che di solito si presenta appunto con caratteri analoghi) si trovi nelle condizioni di un gel, come hanno supposto MAYER e SCHÄFER ('08), seguiti fra gli altri da AGGAZZOTTI ('10 p. 393)¹⁾, giacchè meglio risponde a tali caratteri un emulsoide ancora scorrevole.

Valore dei movimenti endonucleari.

Queste osservazioni ultramicroscopiche sul nucleo vivo sono però specialmente interessanti, perchè pongono fuori di ogni possibilità di dubbio la labilità delle differenziazioni endonucleari che si possono vedere nel nucleo a riposo. Tale labilità già molto probabile per il semplice fatto di cui abbiamo già parlato, della coesistenza di determinate differenziazioni endonucleari con speciali stati transitorii della cellula, specialmente viene dimostrata dall'esistenza di movimenti endonucleari. Questi erano deducibili anche solo dai fatti di variazioni della forma del nucleo, ma sono stati anche varie volte osservati sul vivo. Basterà ricordare le ricerche di FLEMMING ('78 p. 314 e 317 e '82 p. 125, di PRUDDEN ('79 p. 191) di SCHLEICHER ('79 p. 817-820) di ARNOLD ('87 p. 246), di ALBRECHT ('02² p. 805) che tutti videro movimenti, in generale lenti, nella sostanza nucleare di cellule viventi. Già queste osservazioni non potevano lasciare sussistere il dubbio che si trattasse di movimenti che non alterassero la mutua posizione delle parti, ma la variabilità della distribuzione della sostanza nucleare è ancora più sicura in seguito ai risultati dell'osservazione ultramicroscopica.

Già GAIDUKOW infatti che primo usò per il nucleo questo metodo, osservava nei nuclei dei peli staminali di *Tradescantia* ('06² p. 192 « che non solo gli ultramiloni protoplasmatici si muovono, ma anche gli ultramiloni del nucleo. Il movimento delle particelle è molto vario »: si riuniscono in cumuletti e poi di nuovo

¹⁾ Gli scarsi risultati probabilmente reali ottenuti da MC CLENDON ('10) con la cataforesi elettrica parrebbero appunto in questo senso (cfr. cap. III, § 8). Interessante sarebbe anche vedere se con una centrifugazione straordinariamente energica fosse possibile ottenere una separazione della fase dispersa dal mezzo di dispersione.

si separano e la direzione delle loro correnti è continuamente mutevole. Anche nel macronucleo dei Ciliati è stata constatata da FAURÉ-FRÉMIET ('11, p. 194) l'esistenza di movimenti Browniani dei microsomi ¹⁾; questo autore ha anche determinato che i granuli ultramicroscopici del macronucleo sono liberi di spostarsi in direzione anodica per azione di differenze di potenziale elettrico (cfr. FAURÉ-FRÉMIET '09 p. 55-6).

È però certo che all'osservazione microscopica semplice è eccezionale osservare movimento Browniano endonucleare, e che ultramicroscopicamente le particelle colloidali del protoplasma spesso non lo presentano (cfr. p. es. MAYER e SCHÄFER '08 ed AGGAZZOTTI '10 p. 263). Queste però, come si comprende, sono differenze che possono essere dovute a differenze anche lievi di viscosità, giacchè, come è noto (cfr. SVEDBERG '07 p. 138-143, l'attrito interno rallenta e rapidamente annulla il movimento Browniano.

Valore delle strutture del nucleo intercinetico.

Grandissima importanza per la interpretazione delle differenziazioni che si osservano nell'interno del nucleo vivente « a riposo », hanno anche le osservazioni, specialmente ultramicroscopiche, che dimostrano quanto labile sia lo stato di equilibrio fisico nel quale esso si trova e come bastino azioni debolissime per far comparire in esso delle « differenziazioni », o fare scomparire quelle esistenti.

Senza giungere ai fenomeni di soluzione del nucleo nel citoplasma (per i quali v. P. DELLA VALLE '11), che possono essere prodotti, secondo le esperienze di FLEMING ('82 p. 104 e p. 110) per i nuclei di cellule animali e di SCHWARZ ('87 p. 88) per i nuclei degli apici vegetativi di piante, anche soltanto per azione dell'acqua, sono da ricordare le variazioni reversibili del modo di presentarsi della sostanza nucleare provocate sperimentalmente da FAURÉ-FRÉMIET ('09 e '11) nei nuclei delle cellule glandolari viventi di Idrocoricee e nel macronucleo di Ciliati, mediante l'azione di soluzioni debolissimamente acide o alcaline. Specialmente interessanti sono poi le osservazioni di AGGAZZOTTI ('10 p. 252, 255-7 e fig. 3-5) sulla maggiore luminosità ultramicroscopica del nucleo degli eri-

¹⁾ Questo fatto non parla punto contro la natura di emulsoide della sostanza nucleare, essendo noto (cfr. WOLF, OSTWALD '10 p. 183, FREUNDLICH '10 p. 100) che anche tipiche emulsioni ed emulsoidi possono presentare movimento Browniano.

trofici di *Spelerpes* e della comparsa in esso di granuli luminosi, in alcune condizioni molto fitti, per l'azione di tutte quelle cause che ne alterano più o meno profondamente le condizioni ¹⁾).

Da tutte queste considerazioni risulta che quasi certamente tutta la sostanza nucleare, e non solo una piccola parte di essa come invece credeva FLEMING ('82 p. 204 nota), si trovi « in irgend einer diffusen, gelösten, aufgequollenen Form » ²⁾, e che le differenziazioni endonucleari che si osservano anche sul vivo non debbono avere significato diverso da quello che hanno le strutture fluidali per le rocce ignee o meglio le nuvole che si formano, mutano e si dissolvono rapidamente in un azzurro cielo d'estate.

II. La formazione dei cromosomi

1. L'aumento di volume e la diminuzione di visibilità del nucleo all'inizio della mitosi

1. Fenomeni nucleari profasici e le loro cause.

Come ho già detto nell'introduzione, non intendo occuparmi punto delle modificazioni chimico-fisiche che si manifestano nel citoplasma durante la mitosi, nonostante che ne riconosca la grande importanza e l'intimo legame che esse presentano con i fenomeni nucleari. È opportuno ripetere ciò nuovamente, perchè in questo forse più che in altri capitoli i fenomeni che si manifestano nel nucleo sarebbero da porre in relazione con quelli multiformi che si manifestano contemporaneamente nel citoplasma, se noi volessimo qui cercare la causa vera dei mutamenti morfologici nucleari che

1) Per le strutture endonucleari correlative a determinati stadii funzionali transitori della cellula, cfr. cap. II, § 3; per ciò che riguarda i fenomeni e le leggi della diminuzione di dispersità dei dispersoidi cfr. il cap. II e per quelli di aumento cfr. il cap. VI.

2) Considerando la labilità delle condizioni dell'equilibrio fisico della sostanza nucleare e la notevole analogia che la sua struttura presenta a volte con la struttura granulare e derivati ed altre volte con quella alveolare dei tipici gel (cfr. p. es. la struttura del *Tabaschir* nella fot. 1 tav. 5 del lavoro di BÜRSENA del 1900), e tenendo conto d'altra parte che queste due apparenze in fondo non sono che i due modi con i quali una determinata fase di un'emulsione si presenta secondo che essa forma la fase concava o la convessa (nella terminologia di HENRI), non è improbabile la supposizione che l'emulsioide nucleare si trovi molto prossimo al punto di inversione del comportamento delle fasi, ciò che ne spiegherebbe anche il comportamento ultramicroscopico.

analizzeremo. Allo stato attuale fare ciò, come alcuni hanno tentato, è assolutamente prematuro e non può che portare alla costruzione di ipotesi ingiustificate.

Limitandoci dunque al nucleo, al primo inizio della mitosi, esso presenta nelle sue proprietà generali alcuni cambiamenti che dobbiamo esaminare prima di analizzare i mutamenti di struttura interna che contemporaneamente presenta.

Si tratta specialmente dell'aumento di volume profasico che è facilmente constatabile anche nei preparati fissati e colorati, e della diminuzione di visibilità del nucleo che accompagna frequentemente quel fenomeno, ma intorno alla quale sono relativamente meno numerose le notizie perchè è naturalmente constatabile solo con le osservazioni sul vivo, che, come è noto, non godono molto le simpatie dei citologi.

L'aumento di volume profasico.

L'aumento di volume profasico è un fenomeno che, a quanto sembra, non manca mai. Non raramente, è vero, esso è poco accentuato, tanto che si è anche affermato che mancasse addirittura ¹⁾; ma è probabile che ciò possa spesso dipendere molto dalla grande lentezza con la quale si verifica ²⁾. In altri casi invece l'aumento è assolutamente enorme: questo è p. es. ciò che avviene nelle mitosi dei globuli rossi nucleati, nei quali il nucleo, gonfiandosi, finisce per occupare quasi tutto il globulo ³⁾. Questo fatto appunto colpì tanto FLEMING, che per primo accuratamente lo descrisse studiandolo anche sul vivo ('82 p. 262-4), da indurlo a considerare la mitosi degli eritrociti come « *abweichende Theilungen* », appunto per questo carattere ⁴⁾. Straordinariamente grande è anche l'aumento di volume nucleare alla profase delle mitosi delle cellule mucipare. In queste il nucleo, che nei periodi intercinetici è appiattito, spesso fortemente, al fondo della cellula, si

¹⁾ Cfr. p. es. SCHLEICHER '79 p. 263 per osservazioni sul vivo di mitosi di cellule cartilaginee.

²⁾ Dalle osservazioni di SAMASSA ('98 p. 7) risulta che per i nuclei dei peli staminali di *Tradescantia* l'aumento di volume profasico dura varie ore.

³⁾ Nei preparati fissati e colorati si tratta di un aumento da 1 a 2. (Cfr. P. DELLA VALLE '11¹ Tav. 1 fig. 1 ed '11² Tav. 9 fig. 1).

⁴⁾ Buone contribuzioni alla conoscenza di questo fenomeno sono anche le osservazioni sul vivo fatte da JOLLY ('04 p. 192) sulle mitosi di eritrociti di Tritone.

rigonfia assumendo forma sferica e portandosi nel mezzo della cellula (cfr. spec. ROSENHAUEN '07 p. 545 e fig. 25 e 26). L'aumento del volume nucleare può manifestarsi anche, nei casi in cui il nucleo « a riposo » presenti lobi e incisure, come sparizione di queste alla profase, e tale è p. es. il caso dei nuclei delle laminette branchiali delle larve di Salamandra (cfr. ERLANGER '96 p. 403)¹⁾. Specialmente però nei Protozoi l'aumento profasico del volume nucleare è stato studiato accuratamente, anche dal punto di vista quantitativo, da POPOFF ('08) che ha eseguite numerose e sistematiche determinazioni delle dimensioni del nucleo e del citoplasma di *Frontonia*, in momenti successivi a cominciare da una divisione fino alla successiva, tanto alla temperatura di 25° che a quella di 14°. Da quest'analisi, fatta per determinare il modo di variazione del rapporto nucleo-citoplasmatico durante un periodo intercinetico, risulta che, dopo un breve e forse anche solo apparente periodo di diminuzione del volume nucleare, questo cresce alquanto, ma molto lentamente per la massima parte del tempo che passa fra una divisione e la successiva, e, solo poco tempo prima di questa, aumenta molto rapidamente. Così che, mentre in media una nuova divisione avviene a 25° ogni 17 ore per *Frontonia*, l'aumento rapido del volume nucleare non comincia prima della 15ª ora. Fondamentalmente identici sono i fenomeni a 14 gradi, benchè tutto il ciclo sia reso più lento, divenendo la durata media di esso di circa 90 ore. Disgraziatamente però, per la scarshezza dei dati numerici pubblicati da POPOFF (cfr. '08 p. 298-9) e per la non coincidenza dei dati numerici con le curve pubblicate, non è possibile conoscere quale sia la durata del periodo del rapido accrescimento terminale a 14° e non è quindi possibile nemmeno determinare quale sia la legge secondo la quale varia con la temperatura la rapidità del rigonfiamento profasico, ciò che potrebbe essere un dato interessante per le induzioni sulla natura del fenomeno.

Prima di cercare di analizzare quale possa essere la natura di questo rapido aumento di volume nucleare, è da considerare che anche artificialmente, con mezzi completamente indipendenti dalla divisione cellulare, è possibile far variare il volume nucleare. Per

¹⁾ Tra gli altri autori che più o meno incidentalmente si sono occupati anche dell'aumento profasico del volume nucleare, è da ricordare specialmente REINKE ('99) che però tratta specialmente delle modificazioni del volume totale della cellula durante la mitosi.

parlare di nuclei il più possibilmente simili a quelli testè menzionati, ricorderò che DECKHUYZEN ('91, p. 144), diluendo lentamente il sangue di Rana con acqua distillata, osservò che i nuclei dei leucociti, da polimorfi che erano, divengono sferici¹⁾, che JOLLY ('04 p. 448) osservò fenomeni di aumento del volume nucleare di eritrociti di Triton probabilmente in rapporto con fenomeni degenerativi, che BIZZOZZERO e VASSALE ('87 p. 232) osservarono nelle cellule mucose il passaggio del nucleo dalla forma appiattita contro la periferia della cellula a quella sferica nel mezzo di essa (cioè appunto ciò che vi si verifica alla profase), sotto l'azione di iniezioni di pilocarpina²⁾, ed infine che POPOFF ('08 p. 304), osservò rapido aumento anche assoluto del volume nucleare in *Frontonia*, mediante il raffreddamento³⁾.

Benchè si tratti di nuclei di natura diversa da quelli esaminati è anche da ricordare che GIARDINA ('02 p. 564-5) ottenne raggrinzamento delle vescicole germinative di uova di *Strongylocentrotus* poste in soluzioni ipertoniche e ritorno alla turgescenza diluendo la soluzione e che HAMBURGER ('04 p. 37) trovò che i nuclei di cellule dell'epitelio intestinale in soluzioni di NaCl al 0,7 % ed all' 1,5 % hanno rispettivamente i diametri di 813 e 703 μ ; GALEOTTI ('01) invece non constatò aumento del volume delle teste degli spermatozoi immersi in liquidi ipotonici, fino a che essi conservavano la motilità⁴⁾. Tra i fenomeni poi di aumento di volume

¹⁾ Già LÖWIT aveva visto ('85 p. 24-5) che i nuclei dei leucociti di sangue leucemico appaiono polimorfi nei preparati a secco e sferici invece in soluzione di NaCl all' 1 %.

²⁾ Per indicazioni bibliografiche intorno ai mutamenti nucleari che accompagnano l'attività glandolare, cfr. p. es. GOLDSCHMIT '04 p. 90.

³⁾ Le osservazioni di BORING ('09) e di RAUTMANN ('09) rendono probabile che diversa secondo i diversi casi sia la variazione assoluta e relativa del volume nucleare per variazioni di temperatura.

⁴⁾ Cfr. anche GIARDINA '03 p. 315. MARCUS '07 osservò che ponendo in acqua di mare le uova di Asteridi, il loro nucleo diminuisce di diametro da 6,8 a 2,4. L'a. crede che si tratti di variazione di forma nucleare da appiattita a sferica e crede anzi di poterne dedurre l'esistenza di una membrana nucleare, ma a me non sembra esclusa che possa anche ivi trattarsi di variazioni proprio del volume nucleare.

⁵⁾ Secondo KOLTZOFF ('08 p. 4-5, 15 e ss.), è da distinguere il rigonfiamento postmortale dalle variazioni di volume e di forma del capo degli spermatozoi immersi in liquidi più o meno concentrati, le quali ultime sono reversibili in modo anche compatibile con la loro vita.

nucleare che avvengono spontaneamente in modo completamente indipendente dalla mitosi, il caso più grandioso è senza alcun dubbio quello dell'aumento di volume che subisce il nucleo del gamete maschile allorché nella fecondazione è penetrato nel citoplasma del gamete femminile, tanto negli animali che nelle piante. Esso è un caso speciale della legge che risulta dalle esperienze di CONKLIN ('12) che dimostrano come normalmente il volume nucleare è funzione di quello citoplasmatico.

Esiste una membrana nucleare?

Un altro dato di fatto sul quale pure sarebbe opportuno avere dati precisi per una interpretazione fisica esatta del significato dell'aumento profasico del volume nucleare, sarebbe quello intorno alla presenza o all'assenza di una membrana nucleare. Come è noto, su questo problema le opinioni sono discordi e numerosi sono gli argomenti che sono stati portati sia pro che contra. Dal punto di vista fisico ALBRECHT ('02¹ e '02² p. 821-4) ha analizzato acutamente gli argomenti principali addotti per provarne l'esistenza ¹), dimostrandone l'insufficienza ²). MARCUS ('07) ha invece cercato di riunire osservazioni microscopiche e fenomeni fisici del nucleo dai quali si può essere indotti a credere invece all'esistenza di una membrana nucleare. Benché non tutti gli argomenti addotti da quest'ultimo autore reggano alla critica, non si può fare a meno di rimanere ancora in dubbio, anche quando si considerino degli altri fenomeni, di solito non citati in queste discussioni, come quello interessantissimo trovato da RUMBLER ('02, 2^a parte, p. 304 e 310) della integrità del nucleo nell'espandersi esplosivo del protoplasma allorché le cellule nude vengono portate a toccare la superficie libera dell'acqua e l'altro di cui parleremo in seguito, della formazione dei cromosomi alla profase quasi esclusivamente nella regione corticale del nucleo, fatto che può parlare in favore di una differenza tra la costituzione della parte interna del nucleo e quella della parte più esterna.

Poiché quindi non vi è nessuna sicurezza dell'esistenza stessa della membrana nucleare, non è punto il caso di cercarne la spiegazione fisica, sia con LALLIE ('05 p. 197) nella mutua precipita-

¹) Cfr. spec. FLEMMING '82 p. 165-171.

²) Fra quelli che più recentemente si sono pronunziati contro l'esistenza di una membrana nucleare, è da ricordare anche ENRIQUES ('11 p. 72-75).

zione dei colloidi ¹⁾ di carica elettrica opposta ²⁾, sia nei meccanismi di formazione delle membrane aptogene per concentrazione della fase dispersa ³⁾, sia altrove.

Possibili cause dell'aumento di volume profasico.

Quanto alle possibili spiegazioni del fenomeno dell'aumento profasico del volume nucleare, giustamente faceva notare ALBRECHT ('02² p. 812) che « se si vuole considerare il nucleo come gelatinoso, naturalmente si dovrebbe trattare qui di un rigonfiamento *in toto*, mentre, se lo si vuole considerare come vescicola si tratterebbe di una distensione da endosmosi ». Da un punto di vista generale forse i due fenomeni sono molto simili fra loro; ma non per questo le due possibilità non sono da esaminare separatamente. Non sono certo spiegazioni fisiche l'ipotesi di JOLLY ('04 p. 483-4) che il nucleo s'idrati « sous l'influence d'une excitation de la nutrition de la cellule », e nemmeno quella di POROFF ('08 p. 343) che tale rigonfiamento nucleare profasico sia la conseguenza necessaria di una « osmotisch stark wirkende Substanz, des Chromatins », che lentamente si accumula nel nucleo durante l'accrescimento funzionale, e che in un dato momento provoca l'energica penetrazione di componenti del citoplasma nel nucleo.

Infatti da una parte non è chiaro ciò che secondo POROFF significhi che la cromatina formatasi durante l'accrescimento possa fungere da « osmotisch stark wirkende Substanz » ⁴⁾, e dall'altra ciò che proprio è da spiegare è la ragione per la quale l'aumento di volume avvenga soltanto « in einem gegebenen Moment ».

Molto più scientifica è certo la teoria sviluppata specialmente da LILLIE ('09 e '11 p. 712), dei cambiamenti di permeabilità della membrana nucleare alla profase, fenomeno al quale egli dà grande importanza nella meccanica della mitosi come causa essenziale delle ipotetiche cariche elettriche dei cromosomi. Riserbandoci di discutere quest'ultimo punto in seguito, faccio qui notare che non solo

1) Cfr. anche FARMER e DIGBY '10 p. 197.

2) Cfr. anche cap. III, § 8.

3) Cfr. anche cap. II, § 2.

4) Ciò o vuol dire che si tratta di una sostanza capace di assorbire acqua per fenomeno di rigonfiamento ed è allora espressione inesatta, o vuol dire invece che questa sostanza certamente colloidale è capace di esercitare notevole pressione osmotica ed è allora erroneo.

questa interpretazione è legata alla supposizione della costante presenza di una membrana nucleare ed a quelle variazioni di permeabilità che sono divenute troppo comodo ausilio di tante ipotesi fisiologiche, ma anche non è detto nulla intorno alla sostanza endonucleare osmoticamente attiva che sarebbe poi la vera causa dell'endosmosi profasica, allorchè questa per la mutata permeabilità della membrana diviene possibile. Ciò sarebbe stato tanto più necessario in quanto questa membrana nucleare dovrebbe certo essere costantemente permeabile a tutte quelle sostanze che costituiscono durante il periodo intercinetico il ricambio materiale tra nucleo e citoplasma, dal quale appunto tra l'altro dipende l'accrescimento nucleare ¹⁾.

Certamente la spiegazione puramente osmotica dell'aumento profasico del volume nucleare è molto seducente per la sua semplicità e perchè sembrerebbe evidente da alcune delle esperienze citate di variazioni del volume nucleare in liquidi ipo- od ipertonici, ma credo che essa abbia poche probabilità di essere vera, anche se all'elegante ipotesi di LILLIE si sostituisse quella di un rapido aumento profasico di sostanze endonucleari osmoticamente attive, p. es. per azione enzimatica ²⁾, o quella di diminuzione di tali sostanze nel citoplasma. Sarebbe infatti necessità assoluta ammettere altre ipotesi sussidiarie oltre quella di una membrana nucleare semipermeabile, sia perchè i fenomeni citoplasmatici varii che si osservano, spesso non sono d'accordo con tali ipotesi, sia infine perchè questo e gli altri fenomeni di modificazioni del volume nucleare (compresi quelli poco conciliabili con le interpretazioni osmotiche) possono essere interpretati con verosimiglianza forse anche maggiore in modo diverso.

Concependo infatti i fenomeni come se si trattasse di un rigonfiamento di un emulsoide concentrato, o anche più semplicemente come variazioni nelle condizioni di equilibrio fra due liquidi parzialmente miscibili, le variazioni del volume nucleare, sia alla profase che in altre condizioni diverse, possono essere interpretate fisicamente senza che vi sia bisogno alcuno di ammettere una membrana nucleare. Basterà ricordare soltanto le leggi secondo le quali variano i volumi delle due fasi distinte di un miscuglio in deter-

¹⁾ Per una osservazione di diversa permeabilità del nucleo per sostanze diverse, cfr. ROMKES '08.

²⁾ Cfr. p. es. GIGLIOLI e QUARTAROLI '07.

minate proporzioni di due liquidi parzialmente miscibili col variare della temperatura ¹⁾ o con l'aggiunta di quantità progressivamente maggiori di un terzo liquido completamente miscibile nei due primi²⁾. Data la identità completa di comportamento fra emulsioni ed emulsoidi, non vi è nulla di strano che fenomeni identici si riscontrino anche per questi colloidi, poichè anche per essi il grado di dispersità per i sol ed il grado del rigonfiamento per i gel, varia dentro limiti amplissimi per variazioni di temperatura o per aggiunta di altre sostanze, anche all'infuori di qualsiasi metamorfosi chimica.

Quest'ordine di idee, mentre ricaccia ancora verso l'ignoto la natura delle sostanze che prendono parte alla realizzazione di questi fenomeni, giacchè infinite sono le supposizioni che si potrebbero fare e tutte egualmente infondate per ora, rende perfettamente conto di come sia possibile che differenze anche piccole di composizione chimica dell'ambiente possano provocare notevole e rapido aumento del volume nucleare; come questo possa essere provocato artificialmente p. es. con soluzioni ipotoniche o con raffreddamento, come siano specialmente i nuclei in cui è lecito supporre una più netta diversità di composizione dal plasma cellulare quelli capaci di un più notevole rigonfiamento ³⁾, come questo rigonfiamento sia proporzionale al volume citoplasmatico ⁴⁾, ed infine, come vedremo in seguito, come questo fenomeno rappresenti nella cariocinesi un fenomeno omologo all'aumento di superficie nucleare che si verifica anche nel caso dell'amitosi.

In questo campo resta ancora enormemente da lavorare ⁵⁾, ma sono sicuro che le esperienze e le osservazioni future confermeranno l'ordine di idee qui esposto.

1) ROTHMUND '98 e '07.

2) Cfr. p. es. PFEIFFER '92.

3) P. es. nuclei degli eritrociti, cellule mucose, spermatozoi.

4) Cfr. POPOFF '08 e specialmente CONKLIN '12.

5) Oltre l'esame sistematico quantitativo delle variazioni rapide del volume nucleare alle diverse temperature (POPOFF '08, BORING '09 RAUTMANN '09) ed alle diverse concentrazioni di diverse sostanze, sarebbe anche molto interessante lo studio del modo di distribuzione di sostanze coloranti naturali od artificiali o di altre sostanze altrimenti riconoscibili, tra il nucleo ed il citoplasma viventi, a riposo e nei diversi stadii funzionali o di divisione.

La diminuzione di visibilità profasica.

Dato ciò che precede, si comprende ¹⁾ la diminuzione di visibilità del nucleo fino alla completa sparizione, che è stata concordemente segnalata da tutti coloro che hanno osservato sul vivo l'andamento del processo cariocinetico, come costante fenomeno profasico (cfr. p. es. PEREMESCHKO '79 p. 441, FLEMMING '80 p. 362; '82 p. 209, BIZZOZZERO e TORRE '83 p. 428, TANGI '87, RAFFAELE '98 p. 40, ALBRECHT '02² p. 811). Se infatti il rigonfiamento nucleare profasico è da considerare nel modo ora esposto, è evidente che la sostanza del nucleo andrà diventando meno nettamente diversa da quella del citoplasma. Diminuendo quindi la differenza di indice di rifrazione, diminuirà naturalmente anche la visibilità del nucleo ²⁾.

2. Le prime modificazioni endonucleari profasiche ed i fenomeni di smescolamento ³⁾

I dati citologici

Le osservazioni e le considerazioni precedentemente esposte, hanno valore per lo studio della morfologia della cromatina dal punto di vista fisico solo in quanto da esse si può indurre con molta probabilità che fino dal primo inizio della profase si verificano nell'interno del nucleo delle gravi alterazioni di natura generale nell'equilibrio complessivo del sistema, alterazioni con le quali i mutamenti interni di struttura debbono essere in intima relazione causale.

Le possibilità di osservazione sul vivo.

Per questi primi mutamenti di struttura tutti coloro che se ne sono occupati direttamente sia negli animali che nelle piante

¹⁾ V. anche BERTHOLD '86 p. 194-5

²⁾ Come è noto, sulla invisibilità di un corpo trasparente immerso in un liquido di eguale indice di rifrazione, è fondato il metodo di SCHRÖDER VAN DER KOLK di determinazione dell'indice di rifrazione di cristalli microscopici.

³⁾ Traduco con questo vocabolo l'«Entmischung» tedesco, che alcuni sogliono tradurre con «separazione», ciò che non mi sembra opportuno data la natura del fenomeno. Le due fasi che sorgono infatti, non preesistevano come tali nel sistema omogeneo originario.

disgraziatamente convengono nell'affermare che sul vivo non è e forse non sarà mai possibile osservare direttamente coi metodi microscopici soliti, nulla della formazione dei filamenti cromatici nell'interno del nucleo ¹⁾. Si vede soltanto che le differenziazioni endonucleari intercinetiche scompaiono e che il nucleo aumentato di volume diviene alquanto torbido; e questo è tutto. Poi da questo intorbidamento compaiono filamenti cromatici: ma ciò naturalmente non spiega come è che essi si siano formati (cfr. spec. TELLYESNICZKY '05 p. 374, 389-390 e '07 p. 28). La debole differenza di indice di rifrazione fra le diverse parti specialmente in questo stadio e la piccolezza delle strutture in questione, rendono sufficientemente chiaro questo risultato negativo ²⁾.

Poichè dunque la osservazione diretta microscopica sul vivo ci è preclusa, sarebbe il caso di rivolgersi a quei mezzi di studio che non solo sono fondati su principii diversi da quelli della solita visibilità microscopica, ma permettono anche di oltrepassare i limiti di questa, cioè alla visione ultramicroscopica ed alla fotografia con la luce ultravioletta.

Con questi metodi però la osservazione della cariocinesi sul vivo, già difficile per la visione microscopica semplice, lo diviene molto maggiormente e, ciò che più conta nel nostro caso, insorgono altre notevoli cause di errore che limitano molto il valore delle osservazioni così ottenute.

Già GAIDUKOW infatti aveva tentato ('06² p. 193) di applicare anche alla cariocinesi lo studio ultramicroscopico, tanto più che tale studio poteva essere possibile per i caratteri ottici della membrana, nei classici peli staminali di *Tradescantia*. Ciò però non gli fu possibile ed egli molto giustamente crede che ciò sia dipeso dal fatto « dass dieses feine Object durch die starke ultramikroskopische Beleuchtung sehr leidet » ³⁾. L'unica altra osservazione ultramicroscopica di profase che io conosco, è stata fatta da FAURÉ FRÉMIET ('11 p. 202-3), ma si riferisce ad un materiale in cui la divisione nucleare non ha i caratteri della mitosi solita, cioè alla divisione del macronucleo di *Urostyla grandis*. Dato ciò non è pos-

1) Cfr. p. es. FLEMING '78 p. 364 '82 p. 201, SAMASSA '98 p. 7.

2) Fra le cose che sarebbe interessante conoscere e forse possibile osservare in qualche caso, potrebbe essere anche l'esistenza ed il comportamento di movimento Browniano dei granuli endonucleari profasici.

3) Per le gravi azioni della luce intensa sulla divisione cellulare, cfr. HERTEL '05 p. 559-560.

sibile dire quanto gli strani fenomeni che egli descrive ¹⁾ possano essere probabili anche per gli altri casi, tanto più che non è facile formarsi un'immagine precisa di ciò che egli ha osservato, non essendo la sua descrizione accompagnata da figure.

L'altro metodo di osservazione possibile per avere notizie obiettive sulle strutture così minute che insorgono in questo periodo nel nucleo vivente, sarebbe quello di servirsi della notevole opacità che la cromatina anche vivente presenta alla luce di lunghezza d'onda di 275 μ delle scintille fra elettrodi di cadmio, mediante fotografie con gli obbiettivi monocromatici di quarzo di ZEISS. Un tale tentativo, che a priori sembrava molto seducente intrapresi io stesso infatti nella primavera 1909 con lo splendido apparecchio di proprietà dell'Istituto di Istologia e Fisiologia Generale dell'Università di Napoli, diretto dal Senatore Prof. GIOVANNI PALADINO. Dovetti però ben presto convincermi che i risultati non potevano corrispondere alle speranze ed all'enorme consumo di tempo che richiede questo metodo, in cui ogni osservazione si trasforma in una vera e non semplice esperienza.

Infatti, per quanto il tempo di esposizione alla luce ultravioletta delle cellule viventi possa essere notevolmente diminuita adottando i perfezionamenti apportati al metodo da SWINGLE e KÖHLER ²⁾, è sicuro però che le delicatissime cellule sulle quali si deve portare l'osservazione, a causa della messa a fuoco indiretta e della posa necessariamente non brevissima per i fortissimi ingrandimenti da adoperare, finiscono col dovere rimanere esposte un tempo non indifferente a tali radiazioni di notevolissima intensità per la concentrazione col condensatore di quarzo. Se ora si pensa che GRÄWITZ e GRÜNEBERG ('06) considerano già causa di alterazioni dei globuli sanguigni umani da essi studiati con questo metodo, un'esposizione superiore a 10 secondi e che STEVENS ('09 p. 629) per un materiale così resistente quali i blastomeri di *Ascaris megalocephala* trovò notevoli alterazioni, specialmente nella formazione dei cromosomi, già solo per mezz'ora di esposizione alla luce dif-

¹⁾ Il macronucleo inizialmente è uniformemente e finemente granuloso. Durante la profase questa massa di microsomi si concentra « se cloisonne pour la formation de membranes intranucléaires » e si trasforma in un lungo budello nel quale i granuli sono parietali o disposti in lamine trasversali irregolari.

²⁾ Cfr. KÖHLER '08.

fusa da una lampada a mercurio alla distanza di 10 cm. e che tale effetto letale è stato constatato anche da SCHULZE '09 per mitosi vegetali, ¹⁾ se ne deve dedurre che questo metodo così costoso difficile e insicuro ²⁾ deve essere anche considerato per il nostro scopo, come non molto più attendibile di quello dell'osservazione dei preparati fissati e colorati. E ciò principalmente dipende dal fatto che le radiazioni ultraviolette hanno in generale proprio il potere di provocare fenomeni di variazioni di dispersità (cfr. LEONARD e WOLF '89), e, specialmente nei colloidi, producono vere coagulazioni (cfr. DREYER e HANSEN '07).

Nonostante però ciò che ho detto, sono sicuro che questi due nuovi metodi di osservazione, in mani più abili o con nuovi miglioramenti tecnici, potranno fornire qualche altro interessante dato sulle prime modificazioni endonucleari profasiche.

Non sarebbero proprio metodi di osservazione sul vivo, ma potrebbero dare anch'essi interessanti notizie obbiettive, gli studi non ancora tentati sul comportamento del contenuto nucleare nei diversi momenti della profase, nelle dilacerazioni artificiali del nucleo e nella centrifugazione molto energica dei tessuti in cui si trovano. Con quest'ultimo metodo anzi sarebbe forse possibile decidere se realmente la profase è una progressiva diminuzione di dispersità della cromatina, determinando le velocità relative di separazione nei diversi momenti ³⁾.

Possibili deduzioni dai preparati fissati e colorati.

Non ci resterebbe quindi che di ritornare allo studio dei preparati fissati e colorati, discutendo ancora una volta le immagini microscopiche così ottenute, se ogni citologo obbiettivo non dovesse convenire con TELLYESNICZKY ('07 p. 28) che gli stadii prodromici

¹⁾ Cfr. anche HERTEL '05 p. 538-554. Come è noto, su questo potere letale delle radiazioni ultraviolette è basato un processo di sterilizzazione dell'acqua potabile.

²⁾ È da notare del resto che le splendide fotografie a luce ultravioletta di mitosi pubblicate da KÖHLER ('04), si riferiscono a preparati fissati e montati in glicerina, e che molto inferiori sono le fotografie che egli dà di nuclei quiescenti di tessuti vivi, nonché la fig. 2 della Tav. 2 del lavoro di SCHULZE '09: fotografia dal vivo di una anafase dei peli staminali di *Tradescantia*.

³⁾ Cfr. WOLF, OSTWALD '10 p. 161.

e terminali della mitosi sono straordinariamente opportuni per la fabbrica di artifizi di preparazione. Questo fatto, insieme ai preconcetti teorici che intralciavano la visione obbiettiva dei fenomeni, è stato causa che non siano molto numerosi i buoni studii su questo momento delle mitosi specialmente somatiche (cfr. anche MEVES '08 p. 617). Qualche conoscenza obbiettiva è ancora forse possibile ottenere seguendo da una parte in senso retrogrado le apparenze sempre più precoci dei cromosomi e, dall'altra le metamorfosi progressive delle strutture caratteristiche del nucleo a riposo, mediante il paragone di numerose forme di passaggio. Ma per le modificazioni delle strutture endonucleari, giustamente osserva TELLYESNICZKY ('05 p. 392) che specialmente in questo capitolo della citologia è molto facile trovare « forme di passaggio » ¹⁾ per la dimostrazione di un'opinione già formata in precedenza. Tanto più poi, quando si fanno intervenire anche le alterazioni dovute alla fissazione e non si è d'accordo sul valore da attribuire alle strutture del nucleo a riposo!

Ciò che con questo metodo si poteva raggiungere, è stato in gran parte raggiunto da TELLYESNICZKY ('05), che ha giustamente insistito sul fatto che all'inizio della profase il nucleo appare anche più omogeneo del solito per la sparizione delle differenziazioni che si osservano nel nucleo a riposo ed ha per primo ²⁾ coraggiosamente affermata ('05 p. 403) la neoformazione dei filamenti cromatici da una massa diffusa, e la loro prima comparsa « in ausserordentlich Feinheit ». Come però avvenga questo sviluppo di un filo « aus einer unsichtbaren feinen Verteilung der Kernsubstanz », diviene assolutamente impossibile determinare obbiettivamente, specialmente poi con questo metodo così poco fedele. Egli crede tuttavia ('05 p. 402 e 403) di poter affermare che il filo « aus unendlich feinen Bildungen seinen Ursprung nimmt », che appaiono come piccoli punti ai limiti della visibilità che secondo lui già molto precocemente non sarebbero corpuscoli autonomi isolati. Ciò che l'A. suppone però ('07 p. 26) per tale origine, pur contenendo il giusto concetto che nella formazione di questi filamenti profasici

¹⁾ GRÉGOIRE ('06 p. 346-7) ha invece creduto di poter rispondere a questo giusto scetticismo di TELLYESNICZKY affermando essere impossibile che dei reagenti possano creare dei passaggi gradualì. Non è però evidente che anche nel caso di neoformazione da un sistema inizialmente omogeneo, anche gli artefatti prodotti dai reagenti dovranno formare una serie continua?

²⁾ Qualche accenno è già in BERTHOLD '86 p. 194.

le particelle della sostanza nucleare sono sottoposte a determinati movimenti, non può essere assolutamente accettato, essendo fondato su di una interpretazione di alcuni fenomeni che avvengono nel nucleo delle uova meroblastiche dei Vertebrati, dimostrata certamente erronea da CERRUTI ('06).

La comparazione tra le diverse forme di profasi.

Restano due altri metodi per conoscere l'essenza dei fenomeni che avvengono nel nucleo nei primi momenti della profase: la comparazione fra le apparenze che si osservano nei diversi tipi di mitosi e l'induzione indiretta dal modo di presentarsi di fenomeni che con questa prmissima origine dei cromosomi debbono essere necessariamente in rapporto.

La comparazione poco ci aiuta. Infatti gli studi obbiettivi sulle profasi delle mitosi normali (escluse cioè quelle delle mitosi di maturazione) sono scarsissimi e quei pochi non solo sono zeppi di preconetti, ma anche si riferiscono sempre a materiali presso a poco identici sotto questo aspetto (laminette branchiali di Salamandra, nuclei di radici in accrescimento di Gigliacee), trascurando quasi completamente per la minore grandezza degli elementi i materiali in cui i cromosomi sono pochi, ed hanno forma più prossima alla sferica, e nei quali quindi meno probabilmente si dovrebbe verificare alla profase uno stadio di « Spirema » ¹⁾. In altri casi poi, che per le dimensioni nucleari sarebbero favorevolissimi (nuclei di uova meroblastiche), la formazione dei cromosomi o è localizzata in una sola regione di dimensioni non maggiori di quelle di un nucleo solito, o è complicata talmente da altri fenomeni che contemporaneamente si svolgono nel nucleo, che non si può essere sicuri di avere a che fare con cromosomi, che a cromosomi formati.

Le induzioni dai fatti certamente reali.

Restano quindi soltanto i metodi di induzione indiretta, meno sicuri ma che permettono di formarsi un'idea concreta sulle leggi generali che debbono regolare la formazione dei cromosomi, e questi appunto tenteremo in questo e nel paragrafo successivo.

¹⁾ Frequentemente però, i cromosomi sferoidali non sono che il risultato dell'accorciamento di cromosomi allungati inizialmente. Per questo cfr. cap. III, § 5 e cap. IV.

Cinque cose possono considerarsi sicure per questi primi istanti della formazione dei cromosomi:

I. Che questi si originano da un nucleo omogeneo.

II. Che nelle mitosi normali fin dai primissimi inizi della profase la distanza media fra le diverse differenziazioni cromatiche profasiche prossime è sempre sensibilmente eguale e costante per tutto il nucleo.

III. Che nella massima parte dei casi il primo inizio della formazione dei cromosomi avviene prevalentemente nella regione più periferica del nucleo.

IV. Che parallelamente alla formazione dei cromosomi il nucleo finisce di esistere come tale.

V. Che la forma dei cromosomi profasici è sempre, fin dai primi inizi, variamente ed irregolarmente elicoide.

Della prima abbiamo già sufficientemente parlato: ci resta solo da insistere nuovamente per ulteriori considerazioni¹⁾, sul fatto della progressiva corrosione e definitiva sparizione alla profase delle eventuali differenziazioni endonucleari intercinetiche.

La seconda affermazione è di evidenza immediata per chiunque abbia familiarità con le profasi somatiche; e già FLEMMING ('82 p. 201) e TELLYESNICZKY ('05 p. 403) vi hanno specialmente richiamata l'attenzione²⁾.

Anche l'origine prevalentemente periferica dei cromosomi è un fatto di non difficile constatazione specialmente nelle profasi delle grandi cellule somatiche, ed è stato anche già varie volte descritto nei più diversi organismi, p. es. da RABL ('85 p. 225), HIS ('97 p. 32), MARTINS MANO ('05 p. 69), STRASBURGER ('05 p. 64), BONNEVIE ('08 p. 453), NEMEC ('10 p. 277), WINIWARTER ('12 p. 130) etc. È anche da ricordare a questo proposito che MACALLUM, con un metodo che secondo questo autore sarebbe il reattivo microchimico del ferro mascherato e che colora i cromosomi nella mitosi, nel nucleo a riposo trova colorata specialmente la parte periferica di esso (cfr. MACALLUM '91, '95 e '08 p. 591)³⁾.

¹⁾ V. spec. TELLYESNICZKY '05 p. 400 ed anche BERTHOLD '86 p. 195-6.

²⁾ Una eccezione alla legge dell'uniformità di origine dei cromosomi si avrebbe secondo TELLYESNICZKY ('05 p. 414 e 428) in quelle apparenze dei nuclei delle cellule genetiche note sotto il nome di « Sinapsi », che egli appunto interpreta come profasi della prima divisione di maturazione.

³⁾ Per le questioni sull'esistenza di una membrana nucleare. cfr. p. 52-53.

Molto interessante per le discussioni sul valore da attribuire a questo fenomeno dell'origine periferica dei cromosomi è ciò che ha osservato BORGERT ('09 p. 136 e ss.) in quella particolare forma di divisione nucleare da lui constatata nella Radiolaria *Aulacantha* alla quale diede il nome di « Kernfurchung », giacchè ivi i cromosomi, numerosissimi, sono inizialmente tutti disposti perpendicolarmente alla periferia del nucleo, così come i cristalli di una drusa.

Non è forse fuori proposito ricordare anche l'origine dei nuclei delle zoospore delle Acanthometre dallo strato periferico di un nucleo gigantesco, la disposizione periferica che assumono i nuclei nella segmentazione delle uova centrolecittiche o nella sporogonia dei Protozoi e la disposizione periferica che qualche volta assumono i mitocondri nella formazione del filamento dello spermatozoo ¹⁾.

La quarta affermazione non ha bisogno di dimostrazione perchè di evidenza assoluta; ma per quanto io so, tranne un fugace accenno di BERTHOLD '86 (p. 197-8) e di TELLYESSNICZKY ('05 p. 425), nessuno vi ha rivolta l'attenzione come si conveniva trattandosi di un fenomeno fondamentale della profase, e che, come vedremo, è di grandissima importanza per l'interpretazione fisica di questo momento del ciclo della cromatina.

Resta ancora il quinto carattere generale della profase, cioè la forma iniziale dei cromosomi sempre variamente ed irregolarmente elicoidale. Essendo questo punto di interesse anche maggiore degli altri, ed involgendo discussioni e problemi di natura alquanto diversa, ne tratteremo separatamente nel prossimo paragrafo.

Comparazione con i fenomeni critici

La constatazione di questi caratteri fondamentali della formazione dei cromosomi alla profase non ci porterebbe molto più avanti procedendo con un metodo induttivo puro, ma molto utile ci può essere per la comparazione con fenomeni che si manifestano per azioni di semplici forze fisiche nelle sostanze non organizzate

¹⁾ Per le leggi della disposizione mutua di parti che si respingono fra di loro, cfr. LILLIE '05. Per la distribuzione delle sostanze che abbassano la tensione superficiale, cfr. cap. II, § 2.

onde potere mediante la comparazione con queste assurgere alla conoscenza del significato dei fenomeni della profase ¹⁾.

La comparsa di una nuova fase in un fluido omogeneo.

Ora, poichè l'omogeneità nucleare è con ogni probabilità la condizione iniziale del sistema dal quale si formano i cromosomi, è assolutamente evidente che questo fenomeno citologico fisicamente si può descrivere come la comparsa di una nuova fase con caratteri diversi da un fluido omogeneo preesistente ²⁾. È dunque prevedibile sicuramente, che le leggi e i fenomeni che sono stati studiati per tali fenomeni fisici, si dovranno perfettamente trovare realizzati anche nel caso della formazione dei cromosomi.

È in primo luogo necessario notare che la comparsa di una nuova fase in un fluido omogeneo preesistente, o la sparizione della distinzione fra due fasi distinte ad un punto critico ³⁾, sono fenomeni che hanno caratteri peculiari (dedotti da GIBBS dai principii fondamentali della termodinamica ⁴⁾), del tutto indipendenti dal numero dei componenti da cui risulta il sistema in questione. Le stesse leggi generali che valgono cioè p. es. per la formazione della fase liquida al punto critico della liquefazione dei gas valgono anche per il punto critico della condensazione di un vapore in un altro gas, o per quello dello smescolamento di due liquidi completamente miscibili solo al di sopra di una data temperatura, o per quello di un sistema ternario in cui sia possibile il passaggio da una fase omogenea a due fasi liquide coesistenti ⁵⁾.

¹⁾ Il metodo qui adoperato non differisce in nulla da quello solito nell'anatomia comparata per la determinazione del valore morfologico di determinate formazioni. Solo che in questo caso, per l'uniformità già notata dei fenomeni mitotici nucleari negli organismi, le forme più semplici comparabili ad essi, sono dei fenomeni che si verificano anche fuori degli organismi.

²⁾ Cfr. anche ERDMANN '08 p. 134). Data la natura della sostanza nucleare omogenea dalla quale si formano i cromosomi, a rigor di termini sarebbe però piuttosto da parlare di passaggio da un emulsoide ad una emulsione macroeterogenea nella terminologia di WOLF. OSTWALD '10.

³⁾ GIBBS '75-78 p. 129; WILH. OSTWALD '02 II, 2 p. 341.

⁴⁾ GIBBS '75-78. Cfr. il capitolo Critical Phases (p. 129-134) e la parte del lavoro dedicata alla teoria dell'influenza delle superficie di discontinuità sull'equilibrio delle masse eterogenee specialmente per il capitolo « On the Possibility of the Formation of different Phase within any Homogeneous Fluid » (p. 252-8).

⁵⁾ Cfr. GIBBS '75-78 p. 129; LEHMANN '88, II, p. 208, WILH. OSTWALD '02 II, 2 p. 294-4, 671 e 683-5.

Naturalmente è del tutto inutile ricordare la serie completa dei casi possibili di tali fenomeni critici il cui numero cresce rapidamente col crescere della complessità del sistema, così come rapidamente crescono le possibili forme di equilibrio che tali sistemi possono presentare ¹⁾. Qui basterà accennare soltanto che l'affermazione dell'identità fondamentale dei fenomeni critici nei sistemi con diverso numero di componenti deve essere intesa però naturalmente con la limitazione che deriva dalla regola delle fasi, la quale appunto esprime la crescente variabilità che tali fenomeni possono assumere parallelamente all'aumento del numero dei componenti della fase critica ²⁾, fatto questo sul quale torneremo anche in seguito.

Qui a noi però interessano solo dal punto di vista teorico alcuni dei teoremi di GIBBS, cioè quello che dimostra come la composizione delle due fasi che si formano da una fase unica debbono inizialmente differire pochissimo fra di loro e dalla fase dalla quale si sono originati ³⁾ e l'altro che dimostra come nella formazione di una nuova fase da un fluido omogeneo, la grandezza dei globuli che possono essere in equilibrio con la fase esterna è determinabile a priori ⁴⁾.

Più però che l'esame teorico dei fenomeni prevedibili nelle condizioni critiche, a noi interessa specialmente conoscere i caratteri fondamentali con i quali si presentano obbiettivamente nei diversi casi la comparsa di una nuova fase in un mezzo omogeneo. Ora, tutti gli studi che sono stati fatti sui fenomeni che avvengono p. es. nella liquefazione dei gas, nella cristallizzazione spontanea da fusione, nella condensazione di un vapore da un gas che

¹⁾ Cfr. i manuali di dinamica chimica e spec. WILH. OSTWALD '02 p. 304-5 ROOZEBOOM '01 e FREUNDLICH '10. Le possibili forme di equilibrio fra le diverse fasi di un corpo sono 15, di due 24, di tre 35, di quattro 48, di cinque 63 e così via. La sistematica dei dispersoidi fatta da WOLF. OSTWALD ('10 p. 95-7) non è che il caso speciale dell'equilibrio di un sistema risultante da due componenti, con due fasi e due variabili indipendenti.

²⁾ Cfr. GIBBS '75-78 p. 129 e WILH. OSTWALD '02 p. 671.

³⁾ Cfr. GIBBS '75-78 p. 133. Cfr. anche WILH. OSTWALD '02 p. 130 nota. Questa legge ci interessa specialmente per le discussioni che svolgeremo nel terzo paragrafo del cap. III.

⁴⁾ Cfr. GIBBS '75-78 p. 254. Anche DONNAN ('01 e '03), Mc LEWIS ('09¹ e '09²) hanno esaminato teoricamente il valore delle dimensioni che in determinate condizioni è prevedibile per le particelle della fase dispersa. Cfr. anche TAMMANN '03 p. 156 e SMOLUCHOWSKI '07.

ne era saturo, nello smescolamento di due liquidi miscibili solo al disopra di una data temperatura o solo con l'aggiunta di una determinata proporzione di un terzo liquido, o nella precipitazione di un sale da una soluzione per aumento di concentrazione, per diminuzione di temperatura o per aggiunta di sostanze che ne influenzino la solubilità, o infine in tutti quei fenomeni che costituiscono i metodi di preparazione di soluzioni colloidali coi metodi di « condensazione », si osserva che il numero delle particelle della nuova fase che sorge, e quindi il suo sviluppo totale di superficie, è tanto maggiore quanto minore è la distanza delle condizioni del sistema da quelle necessarie per ottenere l'omogeneità. Naturalmente ciò significa pure che col progressivo allontanamento da tali condizioni di omogeneità lo sviluppo totale della superficie di separazione fra le due fasi andrà progressivamente diminuendo, cioè il numero delle particelle andrà diminuendo, cioè infine le dimensioni delle particelle esistenti andranno progressivamente aumentando ¹⁾.

Naturalmente non è certamente qui il caso di estendersi più oltre su tali argomenti: farò solo notare che oltre che al fatto ricordato che solo particelle di una data grandezza possono in date condizioni essere in equilibrio con l'esterno ²⁾, la diminuzione di dispersità può anche essere dovuta alla riunione in un unico complesso di due particelle del dispersoide, venute casualmente a contatto, specialmente a causa del movimento Browniano loro ³⁾. In ambedue questi fenomeni si ottiene una diminuzione dello sviluppo di superficie fra le due fasi, ma il secondo può dare luogo, più o meno transitoriamente ad apparenze che esamineremo di proposito nel prossimo paragrafo.

Casi speciali più interessanti di fenomeni critici.

Prima di abbandonare questo argomento, sarà però bene di fermarsi ad analizzare un poco più attentamente le modalità di alcuni fenomeni di smescolamento presentati da sistemi ternarii che sono quelli che specialmente ci interessano.

¹⁾ Cfr. spec. WILH. OSTWALD '02 p. 685.

²⁾ Oltre gli autori precedentemente citati, v. anche WILH. OSTWALD '02 p. 362, 584, 757 ed HULLETT '01.

³⁾ Cfr. spec. WOLF. OSTWALD '10 p. 475-6.

Prenderemo come tipo di uno di questi lo smescolamento che può verificarsi per variazioni della composizione percentuale nel sistema, notissimo ad ogni microscopista, formato da alcool, xilolo ed acqua ¹. Tutti sanno che questo sistema è omogeneo solo quando la percentuale di acqua è scarsissima, tanto che basta anche solo l'assorbimento di acqua dall'ambiente da parte di un sistema alcool-xilolo per provocarne lo smescolamento. Il fenomeno si inizia come leggero annebbiamento del liquido che, col progressivo assorbimento di altra acqua diviene sempre più lattescente, fino a che si giunge alla formazione di goccioline macroscopicamente visibili. Questo fenomeno si può fare invece regredire aumentando la proporzione di alcool nel sistema.

È per noi specialmente interessante che, dentro limiti abbastanza ampi, l'intensità dell'intorbidamento, cioè la grandezza media delle goccioline dell'emulsione, va progressivamente crescendo col crescere della proporzione dell'acqua ed è costante per ciascuna determinata composizione del sistema. Allorché il processo comincia a poter essere seguito al microscopio, si osserva che l'aumento delle dimensioni delle goccioline di emulsione deriva prevalentemente se non esclusivamente da fusione di goccioline minori casualmente venute a contatto. Ultramicroscopicamente che io sappia il processo non è stato seguito, ma sono sicuro che anche in questo caso l'inizio del fenomeno di smescolamento darebbe un risultato simile a quello che ha dato a VOX LEPKOWSKI (¹¹) lo studio degli intorbidamenti critici ²) dei sistemi binari di liquidi parzialmente miscibili allorché vengano raffreddati al disotto di una certa temperatura. Secondo quest'autore (¹¹ p. 610) il primo inizio dei fenomeni di smescolamento studiati (raffreddamento di un sistema amilene-anilina) era il divenire luminoso del campo dell'ultramicroscopio. Col progressivo raffreddamento esso si mostrava come una massa in vivace movimento che però non mostrava ancora particelle distinguibili, giacché questo formicolio era dovuto a particelle del liquido straordinariamente piccole e numerose non individualizzabili. Esse però divengono distinguibili isolatamente per mag-

1) V. spec. DUCLAUX '76 e PFEIFFER '92 e WILH. OSTWALD '02 p. 1025-9. Questo caso è solo uno dei diciotto possibili comportamenti di equilibrii fra più fasi liquide in un sistema ternario.

2) Per questi fenomeni cfr. anche ROTHMUND '98 e '07, FRIEDLAENDER '01, FREUNDLICH '10 p. 471-3.

giore raffreddamento e si può vedere allora come si muovono con velocità colossale, si respingono e si fondono: per ogni determinata temperatura le loro dimensioni sono determinate e sono tanto minori quanto più alta è la temperatura, cioè quanto più il sistema è prossimo all'assoluta omogeneità (cfr. VON LEPKOWSKI '11 p. 613). Vi è quindi ogni probabilità per credere che fin dall'inizio lo smescolamento non proceda diversamente dal modo che è possibile constatare allorché esso è accessibile all'osservazione diretta.

Lo stesso vale per quegli altri casi speciali di equilibri ternarii in cui uno dei componenti è dotato di un alto grado di viscosità, cioè per sistemi colloidali propriamente detti che sono quelli che specialmente ci interessano. Come infatti per i sistemi binarii BÜTSCHLI ('92 p. 217)¹, VAN BEMMELEN ('97 e '98) HARDY ('00) QUINCKE ('02 p. 796), ed altri hanno dimostrato che i fenomeni di gelificazione del tipo di quello che si verifica per raffreddamento di una soluzione di gelatina in acqua sono da considerare identici ai fenomeni di smescolamento ora citati, così anche i sistemi del tipo acqua-alcool-gelatina, sono da considerare identici (HARDY '00 p. 97) a quelli del tipo acqua-alcool-xilolo²).

Poiché questo è proprio il fenomeno che maggiormente ci interessa per l'interpretazione fisica della morfologia della cromatina alla profase, è opportuno trattare di proposito nel prossimo capitolo alcuni dei fenomeni che si verificano nella riunione delle goccioline colloidali, riunione che, allorché il processo comincia a poter essere seguito microscopicamente, si può studiare specialmente allorché la fase dispersa non è molto abbondante. Qui ricorderò solo che, anche in questi casi le emulsioni che così si ottengono, sono stabili ed omogenee macroscopicamente dentro limiti molto ampi. Dentro questi limiti però variano notevolmente le loro proprietà

¹ Per la storia di questo modo di concepire tali fenomeni, cfr. BÜTSCHLI '00 p. 308 e 343-4.

² Fondamentalmente identico è il caso dei colloidi solubili solo in un miscuglio determinato di due liquidi, del tipo alcool-etere-collodio (cfr. anche, per un caso analogo, GALEOTTI e GIAMPALMO '08).

Ricorderò anche (come semplice paragone fisico—non volendo, come ho già detto, nemmeno sfiorare la questione chimica) che secondo MAYER ('06) i complessi colloidali nucleina-albumina e l'acido nucleinico-albumina, sono solubili in un eccesso di ciascuno dei componenti. Interessante per noi è anche il comportamento mutuo di un idrosol di gelatina e di uno di amido, analogo a quello di due liquidi parzialmente miscibili (cfr. FREUNDLICH '10 p. 449).

fisiche; e l'osservazione ultramicroscopica dimostra che ciò è in intimo rapporto con l'aumento progressivo della grandezza media delle particelle colloidali della fase dispersa.

Ciò prova chiaramente che allo stadio in cui l'osservazione dimostra che nelle condizioni solite ¹⁾ l'associazione delle particelle colloidali ci appare come incompleta fusione di goccioline variamente riunite, ne precede un altro in cui invece l'associazione delle particelle colloidali non ci si manifesta altrimenti che come diminuzione del numero ed aumento delle dimensioni delle particelle ultramicroscopiche dell'emulsoide. Questa conseguenza è per noi molto importante perchè certamente anche all'inizio della profase così appunto debbono avvenire le prime aggregazioni della cromatina ²⁾.

Lo studio ultramicroscopico dei fenomeni di diminuzione di dispersità negli emulsoidi è stato fatto da numerosi autori (cfr. p. es. MICHAELIS '05 p. 206, MAYER, SCHAEFFER e TERROINE '07 ed altri), ma per lo più si tratta dello studio di effetti dell'aggiunta di elettroliti, che non si possono considerare come identici agli equilibri fisici precedentemente citati. Mancano d'altra parte (cfr. anche WOLF, OSTWALD '10 p. 348) osservazioni ultramicroscopiche dei processi di gelificazione reversibili propriamente detti in sistemi ternarii (del tipo di quelli studiati da HARDY), ma, come per i sistemi ternarii a debole viscosità abbiamo potuto prendere notizie dall'esame ultramicroscopico degli intorbidamenti critici (sistema binario), così anche qui non vi è ragione per credere che l'andamento ultramicroscopico dei mutamenti di dispersità dei sistemi colloidali ternarii debbano essere diversi da ciò che MENZ ('08) ha descritto per il raffreddamento di una soluzione calda di acqua e gelatina (sistema binario) osservato all'ultramicroscopio. Il MENZ osservò (v. spec. p. 137), che mentre le soluzioni ancora calde presentavano solo una luminosità debole ed irrisolvibile, che però era prova di non completa omogeneità, col raffreddamento nel campo ben violaceo si muovono rapidamente delle particelle di dimensione varia che sono forse però da considerare come impurità. Raffreddandosi ancora il sistema, il movimento delle particelle si riduce a brevi oscillazioni, mentre il numero dei submicroni visi-

¹⁾ Come è noto, SPIRO ('04) poté giungere, con alcuni artifizi, ad ottenere invece la riunione di tutte le goccioline colloidali della fase dispersa, cioè ad ottenere una separazione del colloide in due strati.

²⁾ Per le discussioni in proposito cfr. il paragrafo seguente.

bili cresce da circa 2 per ogni 100 p. cubi a circa 50 (cfr. Fig. 4 e 5). Ancora una volta cioè ci troviamo di fronte allo stesso ordine di fenomeni di associazione di particelle disperse.

Sarà pure opportuno notare che un analogo smescolamento microscopicamente visibile può essere provocato anche nei gel. FISCHER ('99 p. 324) ottenne ciò con un mezzo chimico, cioè trattando con soluzione di acido cromatico al 1% della gelatina al 15% solidificata nelle cellule di midollo di sambuco e vide suddividersi la gelatina in piccoli globuli in vivace movimento, di grandezza sensibilmente uniforme (inizialmente $1\frac{1}{2}$ μ), che rapidamente crescevano di volume diminuendo di numero (cfr. Fig. 1, 2, 3).

Che poi i fenomeni di diminuzione di dispersità negli emulsoidi causate da azioni chimiche non debbano microscopicamente procedere in modo diverso, è provato p. es. dalla descrizione data da HARDY ('99 e '00) per le diminuzioni irreversibili di dispersità di soluzioni colloidali da lui studiate, che corrisponde esattamente a quella, per noi più interessante, che dà FLEMING ('92 p. 672) del modo di formazione (egli dice di comparire), di strutture nel nucleo vivente trattato con fissatori. Il nucleo delle uova ovariche di Ascidie, microscopicamente omogeneo allo stato vivente, trattato con acido acetico diluito, comincia a mostrare « dapprima un leggero intorbidamento che sempre più aumenta. Poi cominciano a comparire alcuni granuli isolati e brevi filamenti granulosi, che si muovono pure: non proprio come il rapido movimento Browniano danzante ma come un lento fluttuare ed oscillare, progredire ed avvicinarsi e piegarsi dei singoli pezzetti di filo. Tosto però tutti i filamenti si riuniscono in un tutto unico e con ciò cessano pure i movimenti ».

Non essendo possibile un'osservazione sul vivo dei primi momenti della profase, potremmo anche accettare come quasi certamente equivalente questa descrizione di una diminuzione di dispersità endonucleare causata da azione chimica, che così perfettamente corrisponde a quelle puramente fisiche già esaminate.

Ricorderò a proposito di questo parallelo fra le modificazioni endonucleari profasiche e gli smescolamenti degli emulsoidi, che già BERTHOUD ('86) ha interpretato i fenomeni del protoplasma come casi speciali della fisica delle emulsioni, e che più recentemente ALBRECHT ('02² p. 806-9) ha molto insistito sulla grande importanza che ha la « tröpfige Entmischung » nella spiegazione

di fenomeni normali della cellula o di artefatti di preparazione¹⁾. Anche per ciò che riguarda la struttura intercinetica del nucleo, l'A. ha fatto notare ('02² p. 818) come molti fenomeni possano essere interpretati come « Entmischungsvorgänge », come p. es. la forma-

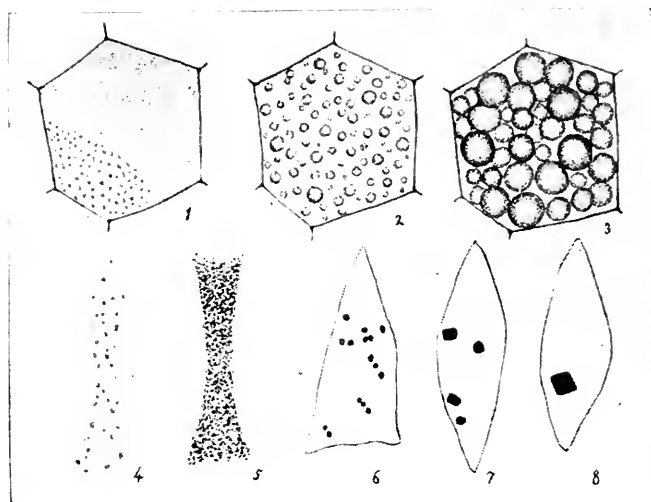


Fig. 1-8. — Alcuni fenomeni fisici di smescolamento.

Fig. 1, 2, 3 da FISCHER '99 p. 321, fig. 21). — Aspetti successivi della precipitazione di gelatina (soluz. al 15%) solidificata dentro cellule di midollo di sambuco, mediante acido cromoico. Nella fig. 1 l'acido penetra da sinistra e cambia la gelatina omogenea in piccoli globuliti che rapidamente ingrandiscono.

Fig. 4, 5 da MENZ '09 p. 137, fig. 3, 4). — Aspetto ultramicroscopico della solidificazione della gelatina. Il campo omogeneo a caldo (fig. 4: i pochi granuli sono dovuti ad impurità), col raffreddamento mostra invece un grandissimo numero di corpuscoli intensamente luminosi (per comodità di riproduzione in queste due figure il bianco è stato riprodotto come nero e viceversa).

Fig. 6, 7, 8 da ZIMMERMANN '93¹ tav. 2 fig. 31, 34, 35 — Stadii successivi della formazione dei cristalloidi nei nuclei di cellule giovani dello stereoma di una giovanissima foglia di *Polypodium ireoides*. Aumento delle dimensioni correlativo ad una diminuzione del numero.

zione e la risoluzione dei nucleoli, ed ha tentato ('02² p. 811) di riportarvi anche quelli della mitosi. ALBRECHT però ha toccato questo argomento in un modo solo molto incidentale.

¹⁾ Analoghi ai fenomeni di smescolamento nelle gelatine testè citate deve essere considerato il fenomeno del divenire finemente granuloso del citoplasma di eritrociti di Anfibi con alcuni reagenti (cfr. p. es. BÜRSEMAN '75 p. 261). A fenomeni di smescolamento è dovuta anche la comparsa di goccioline nell'interno di grossi granuli di vitello in preparati microscopici passati in xilolo prima di essere perfettamente disidratati, e così via.

Un altro esempio di equilibrio ternario che ci interessa notevolmente è quello di tre sostanze capaci di dare, in determinate proporzioni relative, un'unica fase liquida omogenea, ed in proporzioni diverse una fase liquida ed una cristallina ¹⁾.

Esempio notissimo, se non assolutamente tipico ²⁾, ne è il sistema acqua-alcool-cloruro di sodio, che può presentarsi come un'unica fase omogenea, dalla quale però si può fare precipitare il cloruro di sodio per aumento della proporzione di alcool nel sistema. Come si vede, questo caso non differisce da quello dello smescolamento del sistema acqua-alcool-xilolo che per il fatto che la nuova fase che sorge è solida invece che liquida. Si comprende quindi come sistemi del tipo acqua-alcool-gelatina possano essere indifferentemente paragonati sia al primo che al secondo per il fatto che l'altissima viscosità della gelatina pura dà a questa una posizione intermedia fra la solida e la liquida.

L'esistenza di una grande analogia fra i fenomeni di gelificazione dei colloidi e quelli di cristallizzazione per abbassamento della solubilità di un sale in un solvente è stata infatti sostenuta, come è noto, p. es. da HOFMEISTER, NASSE, VAN BEMMELEN, SPIRO ³⁾, e specialmente da LEVITES '08 che ha insistito sul fatto che anche la cristallizzazione, come la gelificazione comincia sotto forma altamente dispersa ⁴⁾.

Tale risultato coincide perfettamente con i numerosi studi di coloro che hanno seguito il modo di formazione dei cristalli di corpi che si originano da soluzioni che reagiscono chimicamente o precipitano per smescolamento. Da tali studi, di cui avremo occasione di riparlare, risulta che la nuova fase a principio è notevolmente dispersa ed in alcune condizioni può anche presentarsi sotto forma di granuli sferoidali (globuliti) che solo in seguito, per

¹⁾ In un sistema difasico, il fenomeno più prossimo a questo è, naturalmente, la precipitazione di un sale da una soluzione satura per raffreddamento. Per una trattazione generale dei fenomeni nei sistemi ternarii, cfr. PARAVANO e SROVICH '11.

²⁾ Cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 1067 e ss.

³⁾ Cfr. WOLF. OSTWALD '10 p. 30.

⁴⁾ Cfr. anche DOELTER '05 p. 183. Benchè non si tratti di modificazioni di un equilibrio puramente fisico, è da ricordare a questo proposito, lo studio ultra-microscopico della progressiva diminuzione di dispersità di soluzioni di iposolfito di sodio, fatto da BLTZ e GAHL '04.

associazione e per riordinamento interno assumono struttura e forma cristallina.

Fondamentali per questo argomento sono gli studi di Vox WEIMARN sulla possibilità di avere soluzioni coi caratteri colloidali di sostanze tipicamente capaci di cristallizzare ¹⁾, di ottenere cristalli direttamente da tali soluzioni, per associazione delle particelle colloidali ²⁾, e di ottenere, con artifizi speciali, cristalli, sia pure piccolissimi, da sostanze che ne erano credute assolutamente incapaci, come la gelatina, l'albumine d' uovo e l'agar ³⁾.

A queste ultime ricerche si riattaccano molto naturalmente gli studi sulle variazioni di dispersità di quelle sostanze che tipicamente sono capaci di formare cristalli rigonfiabili (« cristalloidi » come propose di chiamarli NAGEL), sostanze molto diffuse negli organismi e che, come vedremo, ci interessano al più alto grado. Poichè però non è facile nel massimo numero dei casi, ottenerne in quantità notevoli, le ricerche in proposito non sono numerose, giacchè si può dire che non siano state studiate in modo accurato che solo le variazioni di dispersità dell'amido ⁴⁾, mentre ancora poco è noto rispetto al modo di formazione iniziale dei cristalloidi più tipici, nei fenomeni di smescolamento ⁵⁾. Chi però conosce i risultati finora ottenuti dallo studio del modo col quale microscopicamente si presenta la comparsa di quei tipici cristalloidi che sono i granuli di vitello delle uova degli animali ⁶⁾, che (manifestazione certo di un equilibrio chimico) compaiono inizialmente come pic-

1) Per l'anisotropia delle particelle colloidali, dimostrata specialmente dal comportamento ottico di colloidii sottoposti ad un campo magnetico, cfr. i lavori citati da WOLF. OSTWALD '10 p. 244-5.

2) Cfr. VON WEIMARN '08. Un fenomeno simile è stato seguito ultramicroscopicamente per alcuni colloidii inorganici da TRAUBE-MENGARINI e SCALA ('10).

3) Cfr. specialmente VON WEIMARN '10. Questi fenomeni sono collegati intimamente, con le trasformazioni col calore e col tempo, di idrogeli amorfi in conglomerati cristallini (cfr. p. es. VAN BEMMELEN '88, DOELTER, '05 p. 180 e l'articolo riassuntivo di DOELTER '10) e mediante questi fenomeni di sistemi binarii, alla svetrificazione. Tutti questi poi non sono che casi speciali della legge generale che le fasi amorse hanno un contenuto di energia maggiore della fase cristallizzata e sono quindi più instabili e tendono a trasformarsi (DOELTER '05 p. 195).

4) Cfr. spec. BÜTSCHLI '98, RODEWALD e KATTEIN '99 e specialmente, ZSIGMONDY '05 p. 171, GATIN-GRUZEWSKA, MAYER e SCHAEFFER '08, e BOTTAZZI e VICTOROW '10 per una più ampia bibliografia.

5) Per numerose notizie al riguardo, cfr. SCHIMPER '81 p. 124 e 144.

6) Cfr. spec. PRÉNANT '97 p. 87.

colossimi granuli e solo in seguito crescono di dimensioni diminuendo anche relativamente di numero, e specialmente le osservazioni di ZIMMERMANN '93¹ tav. 2 fig. 30-35 per la formazione dei cristalloidi nei nuclei di cellule giovani dello stereoma delle foglie di *Polypodium ircoides* (cfr. Fig. 6, 7, 8, non potrà non trovare straordinariamente probabile che nel modo normale di formazione per smescolamento dei cristalloidi, specialmente se di consistenza fluente, non possa avere una parte notevole l'aggregazione e la fusione progressiva di particelle precedentemente isolate.

È bene insistere fino da questo momento, salvo a tornarvi ancora in seguito, su tale possibile identità di comportamento per la maniera con la quale si presenta il progressivo smescolamento di una fase liquida omogenea in due parimenti liquide, e la maniera con la quale ciò si verifica allorchè la fase che sorge è anisotropa, anche nei casi in cui le particelle del dispersoide rapidamente assumono una alta viscosità. Ciò è specialmente necessario in quanto nei fenomeni più noti di cristallizzazione le cose procedono alquanto diversamente. Allorchè infatti in una soluzione soprassatura, sorpassato il limite di metastabilità, compaiono spontaneamente i primi granuli della fase cristallina, per la loro presenza il sistema immediatamente viene riportato alle condizioni di soprassaturazione minima, e quindi non è più possibile la formazione di nuovi nuclei di cristallizzazione, e la diminuzione dello sviluppo di superficie totale del dispersoide potrà avvenire soltanto per apposizione della parte dispersa molecolarmente ai cristalli già formati¹⁾. La possibilità della progressiva uniforme diminuzione di dispersità in questi fenomeni di comparsa di fasi anisotrope da fluidi omogenei deve avere certo rapporti con i caratteri iniziali di fluidità della nuova fase²⁾, giacchè, come è noto³⁾, fenomeni di vera soprassaturazione di liquidi nei liquidi non sono stati mai osservati, e, parallelamente a ciò, anche nei fenomeni di smesco-

¹⁾ Cfr. GAY LUSSAC 1819 (da WILH. OSTWALD '02 p. 716) e, per la parte obiettiva, le fotografie cinematografiche di RICHARDS e ARCHIBALD ('01). È però da notare, che, secondo gli studi di RETGER ('92) esiste un limite oltre il quale i cristalli non possono crescere.

²⁾ Grandissima importanza in questo fenomeno deve avere anche la natura colloidale del sistema, giacchè questo fatto, come è noto, facilita straordinariamente il verificarsi di fenomeni locali di soprassaturazione ed ostacola i fenomeni di diminuzione di dispersità (cfr. spec. WOLF. OSTWALD '10 p. 208-9).

³⁾ Cfr. WILH. OSTWALD '02

lamento dei colloidi non è punto necessaria nè efficace la presenza dei « germi » ¹⁾.

Analisi fisica dei fenomeni obbiettivi della profase ²⁾

L'origine uniforme dei cromosomi dal nucleo omogeneo.

Sono però proprio queste differenze dal modo più noto di manifestazione dei fenomeni della cristallizzazione da soluzioni, quelle che ci permettono di procedere ulteriormente nell'analisi del fenomeno della comparsa dei cromosomi dal nucleo a riposo continuando a tener sempre presenti i fenomeni della cristallizzazione, che sono quelli che sempre ci si presentano alla mente in questi studi, perchè nel mondo inorganico sono l'unico esempio di forme definite che sorgono da una apparente omogeneità preesistente.

Il paragone della formazione dei cromosomi alla cristallizzazione, si può dire che sia stato fatto da tutti coloro che hanno considerato il nucleo a riposo come tipicamente omogeneo, tanto che già RABL ('84 p. 323), pur respingendolo per la creduta dimostrazione di una costante struttura nucleare intercinetica, vi aveva pensato. Più di proposito ALBRECHT ('02² p. 820), parlando della formazione di cristalloidi endonucleari per cause fisiche, si domandava se fossero da riportare a tale causa anche p. es. i filamenti mitotici, oppure se per essi fosse più verosimile l'ipotesi di uno stato viscoso, rimandando però tali discussioni ad un lavoro posteriore che per quanto so non ha poi più pubblicato. Poco dopo TELLYESNICZKY ('05 p. 423) trovava che con la dimostrazione dell'omogeneità nucleare intercinetica « gewinnt auch die Vergleichung der Entstehungsweise des Fadens mit einem Kristallisationsvorgang mehr Grund ». Due anni dopo però, in un articolo nel quale prende più nettamente posizione contro l'ipotesi dell'individualità dei cromosomi, e dopo che anche altri autori indipendentemente avevano pensato al paragone della cristallizzazione ³⁾, cerca di limitare la portata delle sue parole ('07 p. 43), affermando che la formazione dei cromosomi da uno stato « lösungsähnlich » è un processo ana-

¹⁾ Cfr. LEHMANN '06 p. 598-600. Non manca però anche qualche osservazione che tenderebbe a far credere ad una certa influenza dei nuclei di condensazione, anche nella gelificazione di emulsoidi (cfr. spec. GARRET '03, ed anche WOLF, OSTWALD '10 p. 181).

²⁾ Cfr. p. 62-63.

³⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '09 p. 135.

logo alla cristallizzazione, senza che però si debba identificare nè con la cristallizzazione dei sali « noch dem der Eiweissstoffe ».

Ma queste semplici affermazioni non potevano persuadere nessuno, giacchè solo allora l'analogia diviene prova di identità, quando si può dimostrare l'esatta corrispondenza di tutti i caratteri che si possono osservare nel fenomeno osservato, con quelli che il fenomeno al quale esso viene paragonato dovrebbe presentare allorchè si verificasse in quelle determinate condizioni.

Concependo la prima formazione dei cromosomi come un fenomeno di smescolamento di una fase omogenea, hanno, come si comprende, spiegazione naturale due dei fenomeni obbiettivi generali della mitosi che abbiamo enumerati, cioè l'omogeneità nucleare che precede la profase e l'uniformità con la quale si manifestano le modificazioni di struttura per tutto il nucleo.

Per il primo fatto è però da ricordare ancora la sparizione profasica frequente delle eventuali differenziazioni endonucleari. Specialmente per molti dei così detti nucleoli, certamente non si tratta di sostanze identiche a quella che formerà i cromosomi (della quale soltanto ci occupiamo); ed in tali casi si comprende facilmente come le variazioni nelle condizioni del sistema che producono il rigonfiamento nucleare e lo smescolamento della cromatina possano provocare la loro soluzione ¹⁾. Non è escluso però che in qualche caso possa realmente trattarsi invece di « nuvole » di sostanza cromatica; ed in tali casi si deve ricordare che molto probabilmente le cause della loro formazione non debbono essere le stesse che provocano le diminuzioni più notevoli di sviluppo di superficie del dispersoide ²⁾.

È anche da ricordare a questo proposito che, come abbiamo già visto, in determinate condizioni solo globuli di una determinata dimensione possono trovarsi in equilibrio con l'esterno; tipico è il fenomeno frequente nelle rocce porfiriche della corrosione spesso profonda di grossi cristalli di prima formazione (che corrispondevano all'equilibrio del magma lentamente raffreddantesi) che deve essersi verificata allorchè la massa venuta all'esterno si è rapida-

¹⁾ Cfr. anche pag. 55.

²⁾ Per continuare nell'analogia meteorologica ricorderò solo che non sono i cumuli che condensandosi progressivamente si trasformano contemporaneamente tutti in una massa liquida, ma che le goccioline di pioggia hanno origine da condensazioni localizzate.

mente solidificata, in condizioni cioè per le quali le condizioni di equilibrio erano rappresentate dai piccoli cristalli della massa microcristallina fondamentale ¹⁾.

Dato questo modo di concepire i fenomeni della sostanza cromatica alla profase, si comprende anche perfettamente come l'osservazione sul vivo non dia altri risultati che la constatazione di un intorbidamento (cfr. p. 57). La piccolissima differenza di composizione fra le due fasi all'inizio dei fenomeni di smescolamento, (cfr. p. 65), che ostacola le osservazioni microscopiche ed ultramicroscopiche dei fenomeni di smescolamento anche in casi in cui le due fasi finiscono col presentare notevole differenza d'indice di rifrazione, spiega ciò a sufficienza.

L'origine periferica dei cromosomi.

Il terzo dei fenomeni obbiettivi generali della profase da noi enumerati, ci fa invece procedere ancora nella conoscenza del sistema nel quale ha luogo la formazione dei cromosomi. Infatti la loro formazione prevalentemente nella regione periferica del nucleo, significa evidentemente che in questa regione le condizioni del sistema debbono essere diverse che non all'interno del nucleo.

Una prima cosa da considerare a questo proposito è il fenomeno previsto teoricamente da GIBBS ('76-78 p. 274) dai principii della termodinamica e confermato con l'esperienza da ZAWIDZKI ('03) e per i colloidi da RAMSDEN ('04), che una sostanza aggiunta in quantità anche piccola ad una massa di un liquido a tensione superficiale maggiore, finisce col presentarsi in una concentrazione maggiore alla superficie anzichè nell'interno della massa, diminuendone così la tensione. Certamente questo fatto deve avere una notevole importanza nel fenomeno che esaminiamo, e con ciò veniamo non solo a conoscere un'altra notizia sul valore, sia pure soltanto relativo, di una delle costanti fisiche più importanti per noi, della sostanza cromatica (v. anche cap. III § 3, ma anche la legge di BOVERT della proporzionalità della superficie e non del volume nucleare alla quantità di cromatina (numero dei cromosomi) da cui il nucleo si forma, diviene fisicamente molto più comprensibile.

¹⁾ cfr. DOELTER '05 p. 114. Questi fenomeni sarebbero forse da porre in quella categoria della classificazione proposta da WOLF, OSTWALD ('10 p. 252) delle variazioni di dispersità dei dispersoidi caratterizzata da diminuzione del grado di dispersità ed aumento dell'omogeneità della distribuzione spaziale

Intimo rapporto con questo fenomeno deve avere certamente anche il fatto dell'aumento notevole di concentrazione della fase dispersa alla superficie di separazione fra la soluzione colloidale ed una fase di natura differente (gas, liquidi, solidi) (cfr. WOLF. OSTWALD '10 p. 26-7, 396, 439-40). È anche interessante notare per ulteriori considerazioni sulla causa dei fenomeni che esaminiamo, che molto frequentemente, in seguito a tale aumento di concentrazione della fase dispersa, avvengono fenomeni di diminuzione del grado di dispersità di questa, che si manifestano come membrane più o meno resistenti al limite di separazione della soluzione colloidale rispetto alla fase estranea (membrane aptogene)¹⁾. Questo del resto non è che un caso particolare del fenomeno molto più generale, dell'esistenza di un limite alla possibilità di concentrazione della fase dispersa, oltre il quale, sia nei suspensoidi²⁾ che negli emulsoidi³⁾, si verificano diminuzioni del grado di dispersità. Questo risultato è costante, qualunque sia il metodo col quale si produca tale aumento di concentrazione (p. es. evaporazione, ultrafiltrazione, del mezzo di dispersione, neoproduzione chimica della fase dispersa etc.)⁴⁾.

Anche quindi senza bisogno di altre considerazioni, la formazione dei cromosomi alla profase nella regione periferica del nucleo sarebbe fisicamente perfettamente concepibile. Ma vi sono da fare ancora altre riflessioni che rendono questo fenomeno anche più chiaro. Abbiamo già visto, che alla profase l'equilibrio fra il nucleo ed il citoplasma si altera, ed il nucleo si rigonfia e finisce con lo scomparire, mentre parallelamente diminuisce la dispersità della cromatina nel nucleo. Poichè, come analizzeremo meglio in seguito, è molto probabile che esista una relazione causale fra i due fenomeni, è innegabile che le prime modificazioni alla composizione della fase nucleare dovranno verificarsi nella regione più superficiale del nucleo. Questo del resto è ciò che si verifica in tutti i casi allorchè gli agenti che producono la comparsa della nuova fase

¹⁾ Cfr. W. V. METCALF '05 e spec. FREUNDLICH '10 p. 442-4.

²⁾ Cfr. ZSIGMONDY '05 p. 175 e cap. 16, 17, 19; WOLF. OSTWALD '10 p. 327-8; M. DECLAUX '10, e specialmente MICHAELIS '05.

³⁾ Cfr. WOLF. OSTWALD '10 p. 428-30, 343.

⁴⁾ Cfr. WOLF. OSTWALD '10 p. 178-9, 285, 452. Per una trattazione generalissima della possibilità della formazione di un fluido di fase differente alla superficie di separazione fra due fluidi omogenei differenti, cfr. GIBBS '76-78 p. 258-264.

provengono dall'esterno: basterà citare a questo proposito le osservazioni di TAMMANN ('03 p. 134 fig. 42) sull'originarsi dei cristalli di benzofenone prevalentemente alla periferia del vaso donde proveniva il raffreddamento, allorchè questa sostanza era fatta solidificare nel distretto B della curva di velocità di cristallizzazione.

Analogamente, nei casi nei quali una goccia di soluzione, specialmente colloidale viene posta in un liquido che provochi la precipitazione della fase dispersa, la coagulazione si verifica inizialmente, e spesso soltanto, alla superficie della goccia, costituendo le tanto note membrane di precipitazione.

Formatasi ora nella regione superficiale del nucleo le prime aggregazioni della cromatina, nel caso (non molto probabile come abbiamo visto, ma non impossibile) che per il colloide in questione potessero avere una certa influenza i nuclei già formati nella condensazione del resto della fase dispersa, si comprende come progressivamente tutta la sostanza cromatica colloidale finisca col venire raccolta in queste aggregazioni periferiche. Non differenti del resto, da un punto di vista generale, debbono essere i fenomeni che portano alla formazione delle druse, con le quali i nuclei profasici hanno qualche volta una somiglianza impressionante (cfr. p. 63) ¹⁾.

La scomparsa del nucleo come tale.

Anche più interessante del precedente, per l'interpretazione fisica della profase, è il quarto dei fenomeni obbiettivi generali di questo periodo, da noi enumerati, cioè la scomparsa del nucleo come tale, parallelamente alla formazione dei cromosomi del nucleo.

Poichè in tale fenomeno i cromosomi non occupano mai tutto il volume nucleare, ed anzi, come abbiamo visto, si formano invece solo o prevalentemente nella regione periferica del nucleo, lasciando relativamente vuota di aggregazioni cromatiche la regione più interna, noi non possiamo considerare questo fenomeno, come invece forse si sarebbe potuto fare, come una trasformazione da

¹⁾ BERTHOLD '86 p. 195, che pure aveva notata la posizione dei filamenti cromatici alla profase alla periferia del nucleo, ha creduto anche, incidentalmente, di potere dare una interpretazione fisica basata su movimenti endonucleari dovuti a correnti di convezione provocate da differenze di concentrazione. RUMBLER '94 p. 541 per l'origine dei nucleoli verso la periferia del nucleo in un protozoo pensò invece a fenomeni di precipitazione di sostanze che in quella regione venissero a formarsi.

una modificazione polimorfa in un'altra più stabile in condizioni diverse, fenomeno questo nel quale appunto la comparsa della modificazione più stabile è funzione della sparizione della modificazione preesistente.

Ciò è invece perfettamente concepibile dal punto di vista degli equilibrii fisici fra fasi diverse.

Consideriamo infatti in primo luogo le modificazioni dell'equilibrio nucleo-citoplasmatico alla profase. Da ciò che abbiamo precedentemente detto a proposito del rigonfiamento nucleare profasico, è evidente che in tale momento si verifica un aumento dello sviluppo di superficie nucleo-citoplasmatico, e la stretta analogia con i fenomeni di rigonfiamento dei gel, dimostra che questo fenomeno può essere considerato come una forma iniziale di una vera soluzione ¹⁾. Da ciò che abbiamo precedentemente detto è anche probabile che tale fenomeno sia dovuto a modificazioni della fase esterna, cioè che si tratti di un sistema per lo meno ternario.

Consideriamo d'altra parte le modificazioni del sistema cromatina-carioplasma alla profase: abbiamo visto a sufficienza che si deve trattare di un fenomeno di smescolamento dovuto anche qui probabilmente a modificazione della fase esterna.

Consideriamo infine un terzo punto: i cromosomi, dalla profase all'anafase restano immersi nel citoplasma senza punto sciogliersi, anzi, come vedremo, progressivamente diminuendo il loro sviluppo di superficie.

Possiamo dunque stabilire i seguenti punti:

I. Il carioplasma è in equilibrio col citoplasma intercinetico, ma si omogenizza col citoplasma mitotico.

II. La cromatina forma un'unica fase omogenea col carioplasma intercinetico, ma forma una fase distinta col carioplasma mitotico.

III. La cromatina forma una fase distinta col citoplasma mitotico.

Da ciò risulta evidentemente che abbiamo a che fare, con ogni probabilità, con un sistema risultante da almeno quattro componenti ²⁾.

¹⁾ Come ho accennato in un altro lavoro (P. DELLA VALLE '11 p. 16) e come meglio vedremo nel capitolo settimo, anche la profase amitotica è essenzialmente un aumento della superficie di separazione nucleo-citoplasmatica.

²⁾ WILH. OSTWALD ('02 p. 699 nota 2) osserva che sembra trattarsi di una legge generale che se un sistema risulta da n componenti, il numero delle fasi liquide che esso può presentare non possa sorpassare n . Naturalmente se è vera

Infatti, oltre al citoplasma, al carioplasma ed alla cromatina, dobbiamo avere anche un costituente che, modificando il citoplasma provoca il rigonfiamento nucleare ed un costituente che modificando il carioplasma provoca lo smescolamento della cromatina; ed è solo l'ipotesi più semplice possibile e la più verosimile quella che la causa dell'uno e dell'altro fenomeno sia la stessa, cioè che lo smescolamento della cromatina sia causato dalla soluzione del carioplasma nel citoplasma.

Che una tale logica deduzione dei fatti abbia molte probabilità di essere vera, è dimostrato dalla possibilità di imitare tutti i fenomeni morfologici della profase mettendosi appunto nelle condizioni che quest'ordine di idee dimostra essere il minimo di complessità possibile del sistema cellulare perchè si possano verificare i fenomeni che si osservano alla profase.

Prendiamo infatti un sistema quaternario i cui quattro componenti indicheremo con le lettere A, B, C, D, e prendiamoli con proprietà reciproche, speciali, tali cioè che:

A	sia	solubile	in	B	e	solo	parzialmente	solubile	in	C	e	D
B	»	»	»	A	e	D	»	»	»	»	C	
C	»	»	»	D	»	»	»	»	»	A	e	B
D	»	»	»	B	e	C	»	»	»	»	A	

Come si vede queste sono appunto le proprietà che abbiamo supposto nella mitosi qualora si faccia cromatina = A; carioplasma = B; citoplasma = C; causa delle variazioni del sistema = D.

Dato ciò, prendiamo una soluzione di A in B e poniamone una goccia in C. Per ciò che abbiamo detto, tale goccia rimarrà distinta dal liquido esterno e nell'interno di essa non si verificherà nessuno smescolamento. Aggiungiamo ora progressivamente D alla fase esterna C: la solubilità di B in C andrà aumentando, e quindi si diffonderà, mentre A, solo parzialmente solubile in C e in D, subirà parallelamente un progressivo smescolamento. Abbiamo così

questa proposizione dovrà essere vera anche la reciproca, cioè che se esistono n fasi liquide il sistema dovrà risultare da almeno n componenti. Ora nel nostro caso le fasi liquide sicure sono almeno le seguenti:

- | | | | | |
|--|---|-----------|--------------|---------------|
| 1. Mezzo di dispersione citoplasmatico | } | | (citoplasma) | |
| 2. Fase dispersa citoplasmatica | | | | |
| 3. Mezzo di dispersione nucleare | | | | (carioplasma) |
| 4. Fase dispersa nucleare | | | | (cromatina) |

Il numero dei componenti il sistema deve essere quindi per lo meno di quattro.

realizzato con l'aggiunta di una sola sostanza (D), la soluzione di B (carioplasma) e lo smescolamento di A (cromatina).

Poichè questi fenomeni sono assolutamente indipendenti dalla natura chimica della sostanza, sarà possibile ideare un grande numero di queste imitazioni fisiche della profase, solo che si rispettino le condizioni di solubilità reciproca sopra enunciate.

Basterà p. es. porre:

	A	B	C	D
I.	gomma arabica	acqua	etere	alcool
II.	paraffina	xilolo	acqua	alcool
III.	allume potassico	acqua	benzolo	alcool

e così via.

Ora poniamo p. es. una goccia di soluzione di paraffina in xilolo, nell'acqua: la goccia resta distinta dall'acqua e la paraffina sciolta nello xilolo. Aggiungiamo ora progressivamente alcool all'acqua ¹⁾; lo xilolo comincia a sciogliersi nella fase esterna e la paraffina, raggiunta la saturazione, comincia a cristallizzare alla superficie.

Eguualmente, se si pone una goccia di soluzione acquosa di gomma arabica in etere (xilolo, benzolo etc.) e si fa pervenire lentamente dell'alcool assoluto nell'etere, si vedrà un progressivo intorbidamento nell'interno della goccia di soluzione di gomma, accompagnato anche da movimenti più o meno vivaci delle nubi che si vanno formando in essa. Spingendo il fenomeno al limite, si finisce con l'osservare un certo numero di sferette di gomma arabica solide ²⁾.

L'esperienza è anche più elegante nel caso in cui si adoperi una goccia di soluzione di allume potassico, perchè in tal caso,

¹⁾ Per evitare le forti correnti di diffusione in questo e negli altri casi è opportuno che i mutamenti del sistema avvengano lentamente, facendo pervenire l'alcool (D dello schema generale) per diffusione attraverso un filo di cotone. È molto più comodo e non cambia nulla al procedimento cominciare con una fase esterna costituita inizialmente con alcool a 70 anzichè con acqua pura.

²⁾ Fra le difficoltà di queste esperienze sono quelle originate dalla differenza di densità dei liquidi che si adoperano, per cui la gocciola di soluzione che rappresenta il nucleo, o va a fondo o va a galla, e nell'un caso o nell'altro subisce deformazioni più o meno gravi per effetto dei fenomeni di tensione superficiale. Si può in parte ovviare a ciò sospendendo le gocce di soluzione acquosa fra uno strato di cloroformio ed uno strato di xilolo incompletamente mescolati fra loro.

per la grande capacità di cristallizzazione di questa sostanza, si otterranno da essa dei cristalli nettamente individualizzati e più o meno numerosi secondo la rapidità con la quale si fa avvenire lo smescolamento.

La somiglianza di questo processo ¹⁾ con ciò che si osserva alla profase è tale che, essendo giunto a questo paragone appunto nel modo deduttivo ora esposto, ne fui io stesso notevolmente meravigliato.

3. Le torsioni profasiche ed i fenomeni di associazione

Le torsioni dei cromosomi

Le osservazioni precedenti.

L'ultimo dei fenomeni generali della profase che abbiamo ricordato, è quello della forma iniziale dei cromosomi variamente ed irregolarmente elicoidale. Solo in questi ultimi tempi, si è cominciato a considerare come generale tale fenomeno, benchè la prima osservazione di decorso ad elica dei cromosomi, secondo NEMEC ('10 p. 183), sia da far risalire a BARANETZKY che ne parlò nel 1880 ed anche FLEMMING abbia notato ('82 p. 201) i numerosi ed accentuati gomiti dei filamenti cromatici profasici. Ciò è stato dovuto a due cause principali: I. la difficoltà tecnica di tali osservazioni, trattandosi dello studio minuto ed accurato di corpi piccolissimi e facilmente alterabili, specialmente nelle condizioni in cui tali torsioni sono più manifeste; II. causa non meno importante, il fatto che, essendo stata ed essendo ancora in gran parte la morfologia della divisione nucleare limitata soltanto alle mitosi delle cellule genetiche, si credette per molto tempo che le torsioni dei cromosomi fossero fenomeno caratteristico soltanto delle cariocinesi studiate, poichè le osservazioni successive le andavano dimostrando sempre più frequenti specialmente per i lunghi elementi cromatici delle mitosi di maturazione delle monocotiledoni.

¹⁾ Degni di essere letti a questo proposito, sono alcuni passi di un lavoro di ALBRECHT ('02² p. 812) in cui questo autore, a torto dimenticato, si occupa incidentalmente dei fenomeni profasici da un punto di vista fisico. BERTHOOLD ('86 p. 194-198) ed ENRIQUES ('11 p. 199-200) invece sono stati tratti in errore dal preconcetto tradizionale dello spezzettamento dello spirema.

Come per il valore morfologico delle tetradi ¹⁾, così anche qui su tale pretesa esclusività di questo comportamento dei cromosomi delle mitosi di maturazione, non si mancò di costruirvi ipotesi sul suo significato nell'eredità, specialmente a causa dell'osservazione varie volte fatta dell'esistenza di due elementi cromatici, mutuamente attorcigliati come serpenti in amore. Di questo speciale fenomeno avremo occasione di occuparci di proposito nel capitolo sulla divisione longitudinale, ma è opportuno aggiungere qui subito che queste ipotesi (spesso rinascenti per la seducente semplicità con la quale sembrano spiegare la riduzione numerica sessuale), sono andate progressivamente perdendo terreno, mano mano che si sono venuti dimostrando fenomeni analoghi anche fuori delle cellule genetiche ²⁾. Come spesso avviene però, è stato proprio tale movimento di ipotesi quello che ha richiamata l'attenzione dei citologi su questo fatto ed ha portato per due vie diverse HÄCKER ('07 e '09) e BONNEVIE ('08) ed allargare anche alle mitosi somatiche il fenomeno delle torsioni dei cromosomi, e quindi anche a tentativi di spiegarle in modi indipendenti dai fenomeni della sessualità.

Allo stato attuale delle nostre conoscenze, possiamo affermare che si tratta di un fenomeno generalissimo, e si può dire addirittura costante per le profasi delle mitosi con cromosomi di forma allungata ³⁾. Scarse invece per le difficoltà tecniche molto più gravi che si incontrano sono le notizie intorno ai caratteri di queste torsioni. Data però la loro importanza per l'analisi fisica dei fenomeni, ho cercato non solo di riunire qui tutte le notizie che sono secondo me da considerare come sicure specialmente per averle personalmente osservate, ma anche di correggerle, completarle e ampliarle con nuove osservazioni obbiettive.

È opportuno qui seguire il metodo retrogrado.

Che i cromosomi si dimostrino di forma elicoidale alla profase è un fatto che non è difficile constatare e che deve essere quindi considerato come fuori questione. Basterà citare, come esempio per

¹⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '07 e '11² p. 132-134.

²⁾ Credo che BUSCALONI ('98 p. 289) sia stato il primo a descrivere per mitosi somatiche (nuclei dell'endosperma di *Vicia faba*), cromosomi scissi longitudinalmente ed attorcigliati « quasi che l'una delle metà del cordone si avvolga sopra l'altra (tav. 16 fig. 13 e 46) ».

³⁾ Il nome « spirema » comunemente usato, è appunto l'espressione del fatto che in questo stadio i cromosomi sono irregolarmente e variamente elicoidali.

le cellule somatiche la figura 7 della tavola 3 del lavoro di KÖHLER ('04) sulle microfotografie a luce ultravioletta, che riproduce una profase dell'epitelio delle laminette branchiali di *Salamandra*. In tale fotografia le torsioni dei cromosomi spiccano, forse specialmente a causa dell'enorme apertura numerica utilizzata, con una evidenza grandissima e sono la riprova più sicura della reale obbiettiva esistenza delle torsioni cromosomiche, tanto più che l'autore, non citologo, non le ha nemmeno rilevate, occupandosi solo del problema tecnico.

Le questioni però cominciano quando si tratta di precisare il comportamento di queste torsioni. HEIDENHAIN ('07 p. 173), constatato che molto spesso ad una torsione in un senso segue tosto una torsione in senso opposto, pur riconoscendo che tale comportamento non si può dimostrare costantemente per la piccolezza delle strutture che offrono gravi difficoltà all'osservazione, crede però di poter considerare questo come un fenomeno generale e cerca anche di spiegarselo con un'ipotesi che esamineremo fra poco. In generale si deve riconoscere che le figure originali di HEIDENHAIN di profasi di laminette branchiali di larve di *Salamandra* hanno i caratteri della più grande obbiettività e sono da considerare tra le migliori contribuzioni alla conoscenza delle torsioni dei cromosomi, ma si riferiscono in generale a stadii di profasi già un po' troppo avanzate, nè è possibile una determinazione sicura del senso di tutte le torsioni in ciascun cromosoma.

BONNEVIE ('08) invece, che ha avuto il merito di insistere molto su questo fenomeno, non parla del senso delle torsioni; ma dal complesso di ciò che dice risulta che l'A. lo crede costante per tutta la lunghezza di ciascun cromosoma; però non si occupa nemmeno di paragonare il senso della torsione nei diversi elementi cromatici.

La BONNEVIE ha anche seguito per lungo tratto in senso retrogrado le torsioni cromosomiche, ma, forse influenzata dalla grande diffusione dei fenomeni osservati fino dai primi inizi della formazione dei cromosomi e da altri di cui parleremo a proposito della dissoluzione dei cromosomi alla telofase, essa è stata indotta ad immaginare un ciclo assolutamente fantastico di un ipotetico filamento elicoidale cromosomico persistente nel nucleo a riposo, e da questa ipotesi è stata spinta a disegnare la struttura del nucleo intercinetico in un modo che non corrisponde punto alla realtà. Anche però facendo la tara delle spiegabili esagerazioni, già cor-

rette in parte da BOVERI ('09 p. 187-8), non si può non tener conto di queste interessanti osservazioni per ciò che riguarda la determinazione del modo di torsione dei cromosomi profasici.

Nuove osservazioni obiettive.

Non resta dunque che l'osservazione obiettiva per decidere tale importante differenza di opinioni, e questa osservazione, come ora vedremo, dimostra che ambedue le affermazioni corrispondono ad una parte della realtà, ma nè l'una nè l'altra esprimono il comportamento generale.

Le mie osservazioni si riferiscono prevalentemente alle mitosi dei nuclei dell'endotelio peritoneale delle larve di *Salamandra* che sono quelle che meglio si prestano ad uno studio completo delle torsioni di tutti i cromosomi per le dimensioni di questi e per la sufficiente distanza che intercede fra di loro anche nelle profasi abbastanza precoci. Risultati qualitativi identici, per quanto incompleti a causa delle difficoltà tecniche, ho ottenuti per le mitosi di maggiori dimensioni degli altri tessuti delle larve di *Salamandra*, per le mitosi degli apici di radici in accrescimento di *Allium cepa* ed anche per la profase della prima e della seconda divisione di segmentazione di uova di *Ascaris megalcephala*, dove però le torsioni dei cromosomi hanno caratteri alquanto diversi e sono meno accentuate. Uno studio comparativo più ampio di queste torsioni è reso quasi impossibile per la piccolezza delle strutture in questione, eccessiva anche per i migliori mezzi di osservazione microscopica solita, quali sono quelli da me adoperati (3 mm. apocr. ap. 1,40 ZEISS; 18 oc. comp.; condensatore oloscopico ad immersione WATSON ap. 1,35; luce artificiale; grande stativo « VAN HEURK » WATSON).

Nelle due tavole annesse a questo lavoro ho disegnato, all'ingrandimento di circa 2700 diametri, tutti i cromosomi di due mitosi di nuclei di endotelio peritoneale di larve di *Salamandra maculosa*, prese fra quelle riprodotte nella tavola che accompagna il mio studio sul numero dei cromosomi¹⁾ e dalla quale quindi si può vedere la forma generale della mitosi e la posizione mutua dei diversi cromosomi, dati interessanti per l'analisi e l'interpretazione di tali torsioni. Ho fatto ciò perchè credo che uno studio integrale di tutte le torsioni di tutti i cromosomi di una mitosi sia per questo argomento indispensabile, e che le inesatte generalizzazioni di HEI-

¹⁾ P. DELLA VALLE '09 Tav. 1 fig. 10 e fig. 6.

DENHAIN e di BONNEVIE sono dovute appunto all'avere essi trascurata questa cura. Per queste stesse ragioni e per i rapporti che le torsioni presentano con altri problemi della morfologia dei cromosomi è pure indispensabile secondo me, l'analisi comparativa del loro comportamento in stadii diversi della mitosi.

Dai disegni delle due tavole evidentemente risulta il fatto, già notato da quasi tutti coloro che si sono occupati di queste torsioni, che il loro numero, nei cromosomi di profasi ad uno stadio più precoce, è notevolmente maggiore rispetto a quelli di mitosi in uno stadio più avanzato.

Ma non è solo questa la differenza fra il modo di presentarsi delle torsioni dei cromosomi di mitosi a stadii diversi. Chi osservi attentamente i cromosomi della seconda tavola, noterà che è molto notevole il numero di quei cromosomi che in tutta la loro estensione presentano torsioni tutte dello stesso senso ¹⁾. Tali sono p. es. i cromosomi 5, 6, 9, 13, 14, 17, 23 nonché 7, 10, 11, 15, 21. Tale risultato quindi sarebbe apparentemente la conferma delle affermazioni della BONNEVIE e contrario a quelle di HEIDENHAIN. Chi osservi più attentamente però, noterà che il senso della torsione di questi cromosomi in cui l'avvolgimento è uniforme, non è identico per tutti: nei primi infatti abbiamo a che fare con torsioni esclusivamente destrorse e nei secondi invece le torsioni sono tutte sinistrorse. Per di più tali torsioni, benchè tutte nello stesso senso per ciascun cromosoma, sono lungi dal presentarsi in modo regolare ed uniforme, giacchè, mentre alcune sono a raggio molto largo in modo da confondersi con le semplici variazioni nella direzione generale del cromosoma, altre sono invece a raggio molto più stretto, e per altre infine, in cui l'asse dell'elica non si trova come nelle precedenti all'esterno del cromosoma, ma capita proprio nello spessore di esso, le torsioni divengono di difficilissima constatazione. In tali casi o che il passo dell'elica sia lungo, o che sia breve, le torsioni compaiono soltanto come differenze non molto notevoli dello spessore del cromosoma, che ora viene ad essere osservato

¹⁾ Qualunque sia il modo di osservazione di un'elica, una destrorsa non potrà mai essere confusa con un'elica sinistrorsa. Per le torsioni dei cromosomi, essendo necessario distinguere queste due forme opposte, propongo di chiamare destrorse quelle in cui la parte posta più verso l'osservatore (cioè visibile a messa a fuoco più alta) si dirige obliquamente da sinistra e da basso a destra, ed in alto, e sinistrorsa quella in cui invece tale parte si dirige da destra e da basso a sinistra ed in alto. Cfr. p. es. E. FISCHER '86 p. 3-5.

dalla sua faccia più larga ed ora per il suo spessore, sempre minore di quella. In questi casi, solo nelle migliori condizioni di osservazione si può riconoscere l'andamento elicoidale del margine laterale del cromosoma, e solo l'esistenza di infiniti termini di passaggio permette di riconoscere anche queste forme di torsioni meno visibili. Senza tali gradi intermedi queste immagini sarebbero state interpretate, come forse molto spesso lo sono state fin'ora, come differenza nello spessore del cromosoma ¹⁾. Non vi è nemmeno nessuna regolarità per ciò che riguarda il modo di successione delle torsioni: non rare volte una gran parte di un cromosoma non ne presenta affatto e solo in un breve tratto ne sono invece raggruppate varie. Non vi è infine nemmeno nessuna regolarità nel numero assoluto delle torsioni, perchè alcuni cromosomi ne presentano un certo numero (non mai molto notevole), altri pochissimi ed altri infine nessuna quasi ²⁾.

Tutte queste sono delle constatazioni che difficilmente potrebbero essere d'accordo col modo col quale la BONNEVIE presenta i fenomeni, ma vi è ancora di più.

Un'osservazione sistematica del modo di presentarsi di tutte le torsioni in tutti i cromosomi di una mitosi, anche se già pervenute allo stadio al quale si riferisce la seconda tavola, dimostra che i cromosomi con torsioni aventi tutte lo stesso senso non sono la totalità. Ve ne sono invece anche un certo numero che presentano contemporaneamente torsioni destrorse e sinistrorse ³⁾. In generale negli stadii di profase abbastanza avanzata le torsioni di senso opposto non sogliono alternarsi, e può avvenire che mentre le torsioni destrorse si osservano in una metà, nell'altra metà si osservano quelle sinistrorse: la regione più centrale del cromosoma viene così ad essere quella con decorso più semplice. Un'ultima cosa da osservare per questi cromosomi con torsioni miste, è che non vi è alcun rapporto numerico fra le due specie di torsioni, ma in generale l'una non supera di molto l'altra.

¹⁾ Naturalmente dato ciò è perfettamente concepibile che le torsioni che ho disegnate possano non essere proprio tutte quelle esistenti essendocene potuta sfuggire ancora qualche altra.

²⁾ I cromosomi metafasici, come hanno anche notato HEIDENHAIN e BONNEVIE, di solito, non ne presentano. Per ciò che riguarda le discussioni intorno al meccanismo ed al significato della diminuzione e del numero delle torsioni e della loro sparizione, cfr. cap. IV.

³⁾ Nella Tav. II p. es. i cromosomi 1, 8, 20.

Già a questo stadio dunque, risulta che né le affermazioni di HEIDENHAIN né quelle di BONNEVIE corrispondono al comportamento generale di tutti i cromosomi.

Ciò vale ancora maggiormente per uno stadio più precoce.

Infatti nella mitosi alla quale si riferiscono i disegni della prima tavola (la più precoce mitosi che io abbia trovata fra quelle che permettevano uno studio accurato di tutte le torsioni di tutti gli elementi cromatici)¹⁾, i cromosomi con spire solo destrorse o solo sinistrorse sono in numero molto minore che negli stadii successivi. Nemmeno si osservano o sono molto più rari i cromosomi con un piccolo numero di torsioni o con torsioni di raggio molto ampio, mentre invece troviamo molto più abbondanti non solo le torsioni in generale, ma anche le inversioni del senso dell'elica ed

Cromosomi	Torsioni destrorse	Torsioni sinistrorse
1	4	0
2	1	4
3	3	2
4	0	2
5	3	3
6	6	0
7	3	6
8	4	4
9	2	6
10	5	0
11	8	0
12	2	0
13	0	1
14	0	3
15	8	0
16	0	4
17	6	0
18	14	0
19	4	0
20	0	5
21	7	0
22	4	0
23	4	1
24	0	2
25	2	5
Totale	90	48

¹⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '09 Tav. I, fig. 10.

anche più di una sola volta su di uno stesso cromosoma. Ma oltre a queste constatazioni i cromosomi di questa profase relativamente precoce, ci permettono di fare due determinazioni quantitative che ci serviranno nelle ulteriori discussioni, e che solo adesso possiamo ragionevolmente tentare essendo abbastanza notevole il numero assoluto delle torsioni di tutti i cromosomi. La prima di queste è che, come risulta dalla presente tabella, il numero delle torsioni destrorse dei cromosomi a torsioni miste può essere eguale, ma anche diverso da quello delle torsioni opposte, anche quando sono abbastanza numerose. Complessivamente anche in questo stadio più precoce il numero totale delle torsioni di un senso, pure essendo diverso, non è molto lontano da quello delle torsioni inverse. L'altra constatazione, anche teoricamente importante, è quella che, sensibilmente per ciascun cromosoma, il numero delle torsioni (destrorse + sinistrorse) è proporzionale alla sua lunghezza, ciò che si può esprimere anche dicendo che il numero medio di torsioni per una determinata lunghezza di cromosoma è costante ed uniforme in una determinata profase e quindi non vi sono differenze da cromosoma a cromosoma, nemmeno sotto questo punto di vista. Come ho detto la profase alla quale si riferiscono i disegni della tavola prima è la più precoce fra quelle in cui era possibile uno studio sistematico di tutte le torsioni di tutti i cromosomi. Nelle profasi ancora più precoci, nelle quali gli artefatti di preparazione divengono certo rapidamente più gravi, per quello che è dato intuire, si comprende che aumenta ancora la complicazione e il numero delle torsioni e delle controtorsioni, ciò che è dovuto parte alla lunghezza anche maggiore dei filamenti cromatici, parte ad un maggiore numero di torsioni per unità di lunghezza. L'indecisione delle immagini e la poca attendibilità di esse nei preparati fissati rende poco utile una discussione ulteriore su tali basi. Ricorderò soltanto che secondo TELLYESNICZKY ('05 p. 403) perfino l'aspetto finemente punteggiato degli stadii molto precoci della profase non sarebbe che l'espressione ottica dei gomiti di sottilissimi filamenti cromatici: opinione questa assolutamente indimostrabile e, secondo me, poco probabile, al pari delle fantastiche rappresentazioni della BONNEVIE di simili stadii.

Ciò che in questi fenomeni si deve considerare come molto importante per l'interpretazione fisica dei fenomeni, è che qui non abbiamo a che fare con vere torsioni elicoidali regolari, quali pos-

sono essere p. es. quelle di una conchiglia di *Helix*, ma solo con irregolarissimi avvolgimenti di filamenti nastriformi, che avvengono in tutte le possibili direzioni dello spazio senza alcun ordine di successione. Tali avvolgimenti noi possiamo chiamare torsioni solo perchè quella irregolarmente elicoidale è la forma più irregolare che possa assumere una linea. Ciò è già chiaro nei cromosomi delle profasi avanzate, per la continuità di cui già abbiamo parlato fra le vere torsioni elicoidali ed i fenomeni di semplice mutamento nella direzione del cromosoma, ma diviene ancora più evidente nelle profasi più precoci nelle quali sono rare vere torsioni elicoidali succedentisi in un certo numero sempre in una sola direzione, ed invece i mutamenti di direzione dei diversi cromosomi sono straordinariamente più numerosi.

Un altro punto fondamentale per l'interpretazione delle torsioni dei cromosomi è quello che le torsioni si presentano nel loro massimo numero proprio nei primi inizi della riconoscibilità dei cromosomi e vanno poi progressivamente diminuendo. Questo fatto è importante specialmente perchè ci permette di eliminare fin da questo momento e senza ulteriori discussioni, il paragone che sarebbe stato altrimenti naturale e doveroso fra queste torsioni dei cromosomi e le altre forme elicoidali presentate dagli organismi e specialmente dalle piante. Infatti in tutti i casi di forme elicoidali degli organismi complessi si può dimostrare che essi non sono che una conseguenza di un accrescimento asimmetrico rotante, e negli animali spesso sono connesse alla metameria con numerose forme di passaggio ¹⁾. In simili casi quindi il numero delle torsioni va progressivamente crescendo col tempo invece che diminuendo, e necessariamente presuppone che l'accrescimento si inizi da un punto determinato, cose tutte che non hanno il minimo rapporto con ciò che si osserva obiettivamente nella formazione dei cromosomi.

Le interpretazioni precedenti dell'origine delle torsioni.

Prima di procedere all'analisi di quello che a me sembra il vero significato e la naturale spiegazione fisica di tutti i fenomeni presentati dalle torsioni cromosomiche profasiche, è opportuno fer-

¹⁾ Per le possibili relazioni fra forme metameriche e forme elicoidali anche per strutture citologiche, cfr. p. es. APATHY '03 p. 77, MÜNCH '04, DUESBERG '10 pag. 659-661, HEIDENHAIN '11 p. 605-8. (strutture anisotrope della fibra muscolare).

marsi un momento ad analizzare le spiegazioni che sono state finora proposte per essi.

Rimandando al quinto capitolo le questioni intorno ai fenomeni del così detto accoppiamento dei cromosomi, due sono state le ipotesi principali per la spiegazione delle torsioni profasiche.

Una è quella di HEIDENHAIN ('07, p. 174-6), che ammette che i cromosomi durante la telofase prendano numerose connessioni fra di loro e specialmente con la membrana nucleare, persistano durante il nucleo a riposo e, nell'aumento di volume profasico si comportino passivamente ¹⁾, in modo quindi da venire ad essere stirati in un senso o in un altro, donde l'apparenza diversa dei cromosomi alla profase rispetto alla telofase, e i numerosi gomiti dei filamenti profasici. Però (a causa delle connessioni terminali dei cromosomi con la parete nucleare), il numero delle torsioni in un senso deve essere eguale al numero delle torsioni in senso opposto, e questo fatto spiega pure secondo l'A. come, col diminuire delle dimensioni longitudinali del cromosoma, questo ritorni diritto, per la mutua compensazione delle torsioni in un senso con quelle in senso opposto.

L'altra ipotesi è quella, molto più fantastica, della BONNEVIE, e fondata specialmente sopra osservazioni sui cromosomi telofasici che le avevano fatto credere al fatto che in questo stadio si differenziasse un filamento elicoidale pericromosomico. Negli stadii più avanzati la sostanza che propriamente formava la parte principale del cromosoma metafasico si dissolverebbe e solo persisterebbe durante il nucleo a riposo questo filamento elicoidale che aumenterebbe di spessore alla profase divenendo così il cromosoma della nuova mitosi parallelamente ad un progressivo svolgimento delle torsioni. Con questa strana ipotesi si viene a supporre una specie di « ringiovanimento » dei cromosomi da una mitosi all'altra, e l'origine delle torsioni viene riportata alla telofase.

Riserbandoci di ritornare più a lungo su questo argomento nel capitolo sesto, faccio qui solo notare che con ciò la BONNEVIE, non spiega punto la natura delle cause per le quali si ottiene, sia pure alla telofase, la forma elicoidale, ma è anche co-

¹⁾ Un caso di forma elicoidale di strutture citologiche, interpretato con grande probabilità come effetto passivo di cause meccaniche, è quello della forma non raramente elicoidale di nuclei di fibre muscolari lisce (cfr. p. es. FORSTER '04, SCHLATER '05, Mc GILL '09).

stretta ad ammettere più o meno implicitamente, l'uniformità delle torsioni dei cromosomi: difatti nelle sue figure i cromosomi sono disegnati come elicoidali in modo abbastanza uniforme e sempre nello stesso senso ¹⁾.

Da ciò che ho precedentemente esposto, rispetto al modo col quale obbiettivamente si presentano le torsioni cromosomiche profasiche, risulta che nè l'una nè l'altra ipotesi possono essere considerate esatte. Qui farò notare inoltre che, anche se i fatti obbiettivi non fossero in disaccordo con esse, queste supposizioni, riattecandosi all'ipotesi della continuità genetica, sono soggette anch'esse alle critiche fondate specialmente sul numero e sulla grandezza dei cromosomi che rendono insostenibile tale ipotesi.

Oltre a ciò esse richiedono anche altre subipotesi gratuite, quali la connessione delle estremità dei cromosomi telofasici ad una ipotetica membrana nucleare per ciò che suppone HEIDENHAIN; ed una immaginaria struttura del nucleo intercinetico ed uno strano fenomeno di ringiovanimento dei cromosomi per ciò che suppone BONNEVIE.

Se queste sono le ipotesi più sistematicamente svolte per la spiegazione dei fenomeni delle torsioni, non si può dire però che siano le sole nè le migliori, benchè le altre siano state pubblicate senza che gli autori abbiano cercato di svilupparle completamente nel modo che sarebbe stato necessario.

Uno degli accenni di interpretazione degni di considerazione è quello espresso da HÄCKER ('09² p. 686) a proposito della forma elicoidale dei cromosomi di *Radiolarie*, forma che egli crede dovuta a resistenze di genere qualunque opposte ai cromosomi che crescono e si ispessiscono ²⁾. È però da notare che questa interpretazione che pure, come vedremo, non manca di possibili analogie anche nel mondo inorganico, non può essere considerata esatta

1) Per questa ragione appunto VAN HERWEDEN ('10 p. 205) ha potuto paragonare le torsioni dei cromosomi profasici alle torsioni del filamento caratteristico dei nuclei quiescenti delle glandole salivari delle larve di *Chironomus* che sono invece molto più uniformi e regolari.

2) Per la forma elicoidale non raramente presentata dalle fibre nervose, (cfr. spec. PALADINO '92) varie volte è stata messa avanti questa interpretazione. Essa è stata anche proposta da PROWAZEK ('04 p. 411) per la spiegazione della forma elicoidale del « Doppelfaden » di *Herpetomonas* e non è improbabile per i casi in cui si è visto decorrere elicoidalmente le radiazioni astrali nella mitosi. V. anche p. 109.

per le stesse ragioni per cui non possono essere paragonate alle forme elicoidali degli organismi superiori quelle dei cromosomi, cioè perchè questi compaiono fin dall'inizio col massimo numero di torsioni e dalla profase alla metafase non crescono, ma diminuiscono progressivamente di lunghezza.

Questo stesso argomento vale per una spiegazione accennata incidentalmente da GRÉGOIRE ('99 p. 249), cioè che la torsione sia probabilmente una conseguenza delle numerose circonvoluzioni alle quali si debbono piegare i filamenti cromatici, lunghissimi a quello stadio per disporsi nel nucleo. Ma, per questa spiegazione semplice ed acuta del citologo di Louvain si deve anche notare che essa non può valere per le torsioni poco ampie e che GRÉGOIRE non dice quale potrebbe essere l'ostacolo che costringe i cromosomi alla profase ad essere limitati in uno spazio ristretto, nè da che cosa derivi la loro notevole lunghezza ¹⁾.

Lo stesso GRÉGOIRE però non dovette rimanere soddisfatto della spiegazione appena accennata nel 1899, perchè qualche anno dopo ('06 p. 330) esprimeva l'ipotesi, molto più acuta, che l'andamento a zig-zag dei filamenti cromatici profasici (non ancora era stata richiamata l'attenzione sulle vere torsioni elicoidali) non fosse che l'effetto di una concentrazione, ora più in un punto ed ora più in un altro, della sostanza cromatica prima disposta nella forma lamellare che secondo GRÉGOIRE sarebbe quella caratteristica del nucleo intercinetico. BONNEVIE, criticando questa ipotesi, giustamente fa notare che essa però presuppone anche una forza regolatrice in questo fenomeno della concentrazione della cromatina; altrimenti si potrebbero avere molte altre forme oltre quelle di un filamento a zig-zag.

Che GRÉGOIRE non si sia accorto di questa necessità è esatto, ma non lo è invece il credere inverosimile l'esistenza di una forza ordinatrice della sostanza cromatica, come specialmente vedremo trattando della forma e dell'accorciamento dei cromosomi. È invece piuttosto da notare a proposito di questa spiegazione accennata da GRÉGOIRE, che essa è troppo strettamente collegata ad una molto discutibile ipotesi della struttura del nucleo quiescente, quale è quella lamellare. Vedremo però che essa può essere considerata come un caso speciale di una interpretazione più semplice e generale ²⁾.

¹⁾ V. anche p. 106.

²⁾ V. anche p. 112, spec. nota 3.

Quest'ultimo tentativo di spiegazione di GRÉGOIRE si riattacca, dal punto di vista teorico (benchè sia quasi certo che i due citologi vi siano giunti indipendentemente) ad una affermazione molto più incidentale di FISCHER ('99 p. 311) a proposito non delle torsioni dei cromosomi allora note solo ai cultori dello studio della riduzione cromatica, ma della fase di « spirema » in generale, che egli considera come uno stadio polimorfo intermedio fra i cromosomi granulari isolati e il reticolo del nucleo intercinetico che secondo FISCHER a volte si presenta fissato con apparenza reticolare ed altre con aspetto schiumoso vacuolare. Che cosa però si intenda secondo lui con questa espressione, non è molto chiaro.

Le associazioni cromosomiche e le torsioni.

Prima di cominciare ad analizzare il lato puramente fisico dei fenomeni esaminati, ci restano ancora da ricordare alcuni altri fenomeni dei cromosomi solo apparentemente diversi dalle torsioni ma invece sostanzialmente identici, ed anche altre torsioni che possiamo osservare in altre strutture microscopiche di organismi, fuori dei cromosomi.

Come ho già fatto notare altrove (P. DELLA VALLE '09 p. 127-8 e '11² p. 132-3 e 149-50), non è raro osservare, specialmente allorchè si abbia a che fare con mitosi con cromosomi numerosi e di brevi dimensioni longitudinali, che questi presentano una tendenza, spesso notevole, a riunirsi fra loro in serie lineari più o meno lunghe per l'associazione di un numero vario di elementi. Oltre gli esempi ivi citati, ricorderò ancora, come più interessanti per questo argomento, alcune bellissime figure di HÄCKER ('09¹ p. 37 fig. 1 e 2 *a, b*) sul modo di formazione dei cromosomi di Radiolarie, che mostrano come ivi si finisca per ottenere una forma irregolarmente elicoide per associazione terminale di segmenti isolati ed alcune figure interessantissime di mitosi di uova di *Artemia salina* date da ARTOX ('11 tav. 25 fig. 18, 19 e pag. 286), dalle quali evidentemente risulta che i numerosi cromosomi, corti, leggermente curvi, hanno una notevole tendenza ad associarsi fra di loro in modo terminale (cfr. Fig. 13, 14, 15) formando così delle brevi catenelle che sarebbero completamente identiche ad un segmento di cromosoma profasico se si supponessero scomparsi i limiti esistenti fra un elemento e quello contiguo¹). Come ottima dimostrazione della grande

1) Per ulteriori notizie e discussioni sul fenomeno dalle associazioni cromosomiche e sul loro significato, cfr. il primo paragrafo del capitolo terzo.

somiglianza fra questi fenomeni di associazione terminale di elementi cromatici e la forma elicoidale dei cromosomi profasici, si può citare il fatto che in alcuni punti si rimane in dubbio se interpretare una data immagine in un modo o nell'altro. Tipico è a questo proposito il caso di una figura di mitosi di spermatozoo di *Syrbula* data da MONTGOMERY ('05 tav. 9 fig. 2) in cui molto probabilmente si tratta di torsioni profasiche e che invece è citata da HÄCKER ('07 p. 114 fig. 41) come prova della formazione di « catene cromosomiche » ¹⁾.

Altri casi di torsioni citologiche.

Fuori dei cromosomi le forme elicoidali non sono rare in citologia, ma per lo più (forme elicoidali di alcune Oscillariacee, dei nastri endocellulari delle Spirogire, degli ispessimenti cellulosici della parete di varie cellule vegetali etc.), si tratta di fenomeni solo formalmente simili alle torsioni cromosomiche. Un certo interesse in questo campo però lo presentano anche alcuni microrganismi di forma elicoidale. Specialmente per i vibroni colerici è infatti noto (cfr. p. es. KOLLE '03 p. 16), che, in condizioni poco opportune di cultura (p. es. per l'aggiunta di quantità anche molto piccole di antisettici), essi tendono ad associarsi fra di loro in aggregazioni seriali, spesso anche abbastanza lunghe, che assumono un aspetto irregolarmente elicoidale, essendo la forma curva del vibrione un segmento di elica. Rientrano anche in questo stesso ordine di fenomeni le osservazioni fatte su *Spirochaete Obermeieri* ²⁾ (l'agente della febbre ricorrente), che dimostrano come in essi il numero delle torsioni elicoidali sia sensibilmente proporzionale alla lunghezza dell'organismo e come in alcune condizioni tali *Spirochaete* abbiano una certa tendenza a risolversi in vibroni isolati (cfr. WLADIMIROFF '03 p. 81). Ma fra tutte le strutture citologiche

¹⁾ Un nuovo curioso esempio di associazione lineare di cromosomi rettilinei da aggiungere a quelli da me altrove raccolti (P. DELLA VALLE '11² p. 132-4) è stato trovato da KRÜGER ('11 p. 184 tav. 9 fig. 32) nelle uova di *Canthocamptus staphylinus* (cfr. Fig. 17). Se è mai esistito uno spirema continuo, si deve essere trattato di qualche cosa di simile.

²⁾ A proposito degli *Spirochaete*, è interessante notare che questi microrganismi si presentano spesso riuniti fra loro in ammassi, formando così « unregelmässige Knäueln » come si esprime SCHAUDINN ('04 p. 432).

non vi è alcun dubbio che per una comparazione dei fenomeni che osserviamo nei cromosomi, dobbiamo rivolgere la nostra massima attenzione al modo di comportarsi dei mitocondri (gli antichi pseudocromosomi ¹⁾. Ora, sono già abbastanza numerose, e certo cresceranno ancora di numero, le osservazioni di condriomiti decorrenti non in modo rettilineo o solo leggermente curvo, ma in modo più o meno irregolarmente elicoidale, ondulato o pieghettato. Ricorderò fra i casi più semplici ed istruttivi, constatati indipendentemente in cellule di natura completamente diversa, le osservazioni di MEVES ('08² p. 835) di condriomiti di cellule di embrioni di pollo, più o meno curvi, contorti e pieghettati (cfr. Fig. 44), quelle di NEMEC ('10 p. 171, fig. 89 a) in cellule vegetali di una forma elicoidale a cavaturaccioli che egli rassomiglia a quella che possono presentare i cristalli di carotina, quelle di DUESBERG ('11 p. 100 fig. H ed I) nelle cellule seminali di *Gryllotalpa*, e quelle di LEVI ('11 p. 175, 176, 178, 185) per i condriomiti di diverse cellule somatiche di embrioni di pollo ²⁾.

L'interesse della constatazione della possibile forma elicoidale dei condriomiti è grandissima, perchè notevoli sono le somiglianze che essi presentano con i cromosomi anche da altri punti di vista e perchè specialmente per essi è facile e frequente la dimostrazione che i lunghi filamenti sono la conseguenza di associazione seriale di granuli isolati con i quali sono connessi da una serie continua di forme di passaggio. Ciò che vale per i condriomiti quasi rettilinei o leggermente curvi, vale anche per questi di forma irregolarmente elicoidale, come risulta specialmente dalle osservazioni di MEVES e di DUESBERG (cfr. Fig. 10, 11). Per questi ultimi poi, la identità delle torsioni elicoidi loro con quelle dei cromosomi, è completata anche dal fatto che quelli negli stadii ulteriori divengono rettilinei per svolgimento delle torsioni originariamente formatesi.

1) In citologia, quando dei fenomeni, creduti caratteristici di una cosa, e quindi molto importanti, si riscontrano poi anche altrove, si suole per parecchio tempo gratificare col titolo di *pseudo* quelli che si trovano dove la teoria dominante non vorrebbe che si trovassero (cfr. anche « pseudotetrali », « pseudoriduzione » etc.).

2) Data la possibile esistenza di rapporti genetici fra condriosomi e miofibrille sarebbero da ricordare a questo proposito anche le tanto discusse osservazioni di un andamento elicoidale della parte anisotropa di esse (cfr. p. 92 nota).

Queste osservazioni di forme elicoidali di condriomiti, ci conducono molto naturalmente col pensiero agli studi specialmente di BENDA ('02), di DUESBERG ('08), di MOREAUX ('09) e di altri ancora che hanno dimostrato fuori di qualunque possibilità di dubbio, che il filamento elicoidale della coda degli spermatozoi di animali delle più diverse classi è dovuto all'associazione diretta di mitocondri prima sparsi nel citoplasma e che solo in seguito si avvicinano, as-

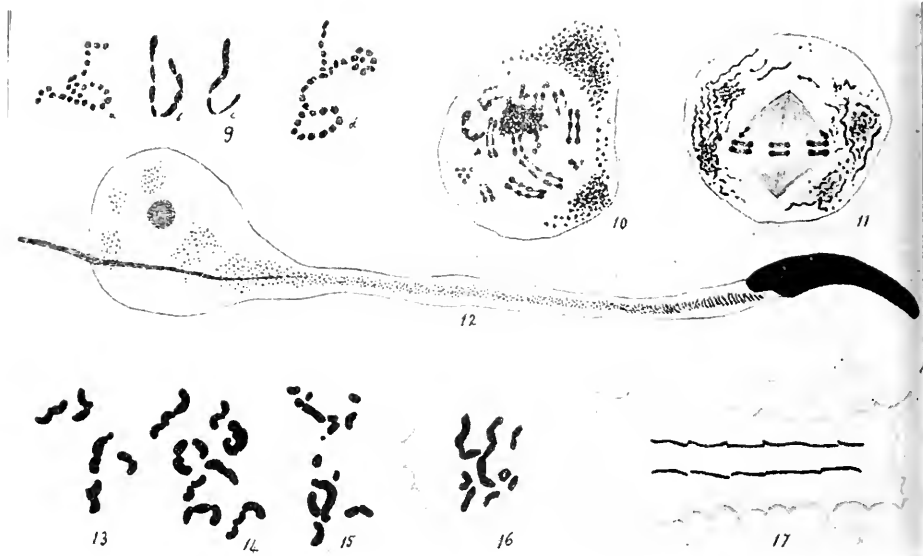


Fig. 9-17. Le associazioni di granuli come origini di forme elicoidi endocellulari

Fig. 9 a-d. (da MAZIARSKI '11 tav. 23, fig. 32) Forme di serie lineari di granuli endonucleari delle cellule delle glandole filiere di *Lymantria dispar*.

Fig. 10, 11 (da DUESBERG '10 p. 100, fig. II ed I) Spermatogonii di *Gryllotalpa vulgaris*. Formazione di condriomiti elicoidi da associazione di granuli.

Fig. 12. da DUESBERG '08 tav. 21, fig. 22) Formazione del filamento elicoide degli spermatici di *Mus rattus*, da associazione di granuli.

Fig. 13, 14, 15 (da ARTHUR '11 tav. 25, fig. 18, 19, 11) Brevi associazioni terminali di cromosomi di uova di *Artemia salina*.

Fig. 16. da SCHILLER '09 p. 601, fig. 59) Associazione terminale di cromosomi della seconda divisione di maturazione di *Cyclops strenuus* causata dal freddo.

Fig. 17. (da KIRICAR '11 tav. 9, fig. 32) Associazione terminale dei cromosomi in una anomalia dell'oogenesi di *Canthocamptus staphylinus*.

sumendo una disposizione complessiva spirale e terminando poi col fondersi in un filamento continuo (cfr. Fig. 12)¹⁾. Le figure che sono

¹⁾ Non è escluso che analoga origine possa essere dimostrata anche per i blefaroplasti elicoidali di alcune cellule genetiche vegetali.

state date per questo fenomeno, sono straordinariamente suggestive per chi consideri i problemi della morfologia della cromatina nucleare. Ed è a questo proposito poi anche interessante una osservazione di PIERANTONI ('09 p. 94 tav. 6 fig. 2 e 3) sul modo di aggruppamento progressivo del polverio cromatico del macronucleo di *Anoplophrya paranaididis*, che finisce con l'assumere una forma complessiva elicoidale proprio per un fenomeno somigliantissimo a quello che si riscontra nella formazione del filamento elicoidale degli spermatici per concentrazione e aggruppamento dei mitocondri.

I fenomeni di associazione nelle diminuzioni di dispersità.

Da tutto ciò che precede, risulta quindi con grande evidenza che molto stretti debbono essere i legami che intercedono fra la forma elicoidale di filamenti e la loro origine da associazione di parti precedentemente isolate. Oltre questo punto però non ci aiuta la comparazione fatta fra le diverse forme che si osservano negli organismi, ed ulteriori notizie ed una visione più sicura e obbiettiva della natura e delle cause di questo legame indiscutibile, ci possono essere date soltanto dall'esame comparativo dei fenomeni analoghi che avvengono anche nella natura inorganica e dall'esame fisico di essi.

Associazione di particelle di una fase isotropa.

Ritorniamo ora per un momento a ciò che abbiamo detto nel capitolo precedente. Vedemmo che uno dei meccanismi principali della diminuzione di sviluppo totale di superficie ed uno dei fenomeni più facilmente constatabile durante lo smescolamento, era la fusione in un'unica goccia di due gocce precedentemente isolate. Secondo le osservazioni di von LEPKOWSKI ('11), per un sistema binario perfettamente liquido quale è quello degli intorbidamenti critici (anilene-anilina), e per il quale quindi rapida e libera è l'azione della tensione superficiale, il movimento vivace che è constatabile ai primi inizi del fenomeno nel campo dell'ultramicroscopio, è dovuto certo fin da quel momento alla fusione progressiva di particelle isolate che si continua poi sempre più visibile ¹⁾. Già

¹⁾ Fenomeni simili possono facilmente ottenersi anche con sistemi liquidi ternarii.

però in questo caso è possibile, facendo procedere il raffreddamento in un modo piuttosto che in un altro, ottenere, sia pure per breve tempo, conglomerati di goccioline che confluiscono solo con l'ulteriore raffreddamento.

Questo risultato, difficile ad ottenere per i liquidi dotati di scarsa viscosità, è invece il fenomeno che più comunemente si osserva allorchè si ha che fare con sostanze molto viscosi e quindi specialmente nelle diminuzioni di dispersità degli emulsoidi ¹⁾. In tali casi infatti la tensione superficiale corrispondente a quelle determinate condizioni del sistema, non giunge a far confluire in un'unica massa sferica due gocce venute casualmente a contatto, vincendo la resistenza passiva offerta dalla viscosità, ma il processo si arresta prima del raggiungimento di tale forma di equilibrio, cioè le due gocce non giungono a confluire completamente (cfr. MICHAELIS '09 e WOLF. OSTWALD '10 p. 58, 110, 261). Si capisce che quando le particelle sospese hanno caratteri prevalentemente di solidi (suspensoidi), non potrà mai avvenire una vera fusione, ma solo un avvicinamento più o meno intimo dei singoli granuli (cfr. p. es. ZSIGMONDY '05 p. 175; WOLF. OSTWALD '10 p. 97 e 259-260; FREUNDLICH '10² p. 385; WIEGNER '11).

Tendenza alla formazione di associazioni lineari.

Si comprende che ciò che vale per la riunione di due particelle soltanto, può valere anche per la riunione di un numero di particelle maggiore, fenomeno che si poteva supporre si dovesse verificare molto frequentemente e che infatti molto frequentemente si può constatare. In tali casi sarebbero apparentemente prevedibili tutte le possibili forme di aggruppamento delle particelle, ma il fatto è che molto spesso si osserva, specialmente allorchè si tratta di associazioni iniziali di particelle di un dispersoide diluito, la formazione di serie lineari di granuli, di lunghezza varia, e solo in seguito compaiono forme di aggregazioni più irregolari ed anastomosi fra le singole serie lineari.

Ciò è stato constatato nelle più diverse categorie di questi fenomeni. Così p. es. ricorderò che PERRIX ('09), precipitando lentamente con acqua una soluzione alcoolica di resina, ottenne granuli della grandezza di una dozzina di μ , che avevano una notevole

¹⁾ Cfr. anche gli accenni di BERTHOLD ('86 p. 191) per l'importanza della viscosità nella formazione dei filamenti profasci.

tendenza a formare anche serie regolari di globuli, e che QUINCKE ('01 p. 75, fig. 6), col disseccamento sul mercurio di sottili sospensioni di caolino, ottenne anche filamenti di varia lunghezza risultanti dall'associazione seriale di un numero maggiore o minore di globuli.

Per le diminuzioni di dispersità degli emulsoidi le osservazioni sono molto numerose. Ricorderò solo che HARDY ('00 p. 96), nelle sue classiche osservazioni sulla gelificazione dei colloidi trovò che allo stadio della formazione dei microscopici globuli di gelatina (nel sistema ternario acqua-alcool-gelatina), ne segue un altro in cui essi cominciano ad aderire fra di loro formando così delle serie lineari¹⁾, e che un identico fenomeno si verifica nelle coagulazioni irreversibili degli albuminoidi. Analogamente FISCHER aveva trovato ('99 p. 37 fig. 4, b, c, f) precipitando della deuteroalbumose colla miscela di ALTMANN, forme iniziali di aggruppamenti seriali dei granuli di precipitazione così ottenuti. È anche interessante notare che i globuliti da lui prodotti precipitando in modi diversi vari albuminoidi, hanno tendenza a fondersi solo parzialmente, prendendo così anche delle forme « chromosomenähuliche », come si esprime FISCHER (cfr. Fig. 18). Non sarà inutile notare che in uno di questi casi (FISCHER '99 p. 66) si tratta della precipitazione di acido nucleinico con liquido di HERMANN o di FLEMMING.

Alla fine del presente capitolo vedremo quali siano le cause probabili di questi ordinamenti lineari²⁾, ma fin d'ora possiamo considerare come assolutamente improbabile l'opinione di LILLIE ('03 p. 164 e '11 p. 728) che siano cariche elettriche agenti in una determinata direzione quelle che tendono a fare assumere alle particelle colloidali una disposizione seriale e a farle quindi fondere in filamenti.

Ciò che vale per la riunione delle particelle dei dispersoidi di cui ora abbiamo parlato, vale anche, e forse ancora più, per i casi nei quali la nuova fase dispersa ha in modo più o meno evidente i caratteri di vettorialità, come avviene cioè per lo smescolamento delle sostanze capaci di cristallizzare. Specialmente allorché, per

1) Nella coagulazione del lattice donde si ricava il caucciù, HEXRI ha visto che le goccioline dell'emulsione si associano formando dei lunghi fili costituenti una rete (cfr. recensione in *Koll. Zeitschr.* 1 Bd. p. 118).

2) Perfino le stelle (cfr. WOLF '94), hanno tendenza a disporsi in ordine seriale!

cause esterne od interne, la capacità di cristallizzare della fase dispersa ¹⁾ non è molto notevole nelle condizioni in cui si verifica lo smescolamento, la tensione superficiale vince la tendenza che la sostanza avrebbe ad assumere forma cristallina ²⁾. In tali casi si ottengono invece che dei piccoli cristalli terminati da facce piane, globuli sferici, cioè i così detti globuliti, ben noti a coloro che si occupano dei fenomeni microscopici della cristallizzazione ³⁾. Ora, come si sa da moltissimo tempo, questi globuliti hanno una grandissima tendenza a raggrupparsi fra di loro ⁴⁾, tanto che VOGEL-SANG credette questo il modo fondamentale della formazione dei cristalli. Se ciò è erroneo per il massimo numero dei fenomeni di cristallizzazione, non lo è però, come meglio vedremo in seguito, in alcune condizioni di difficile cristallizzazione, nelle quali appunto gli aggregati di globuliti tendono alla formazione di un unico edificio cristallino per riordinamento interno. Qui a noi per ora interessa soltanto notare che tra tali aggregazioni di globuliti non è punto uno dei più rari quello in cui essi si dispongono in serie lineari (cfr. VOGEL-SANG '74; BEHRENS '75; LEHMANN '88 p. 735; BÜTSCHLI '94 p. 261; QUINCKE '02³ p. 1028 etc.).

Associazioni lineari citologiche.

Naturalmente un fenomeno così diffuso fuori degli organismi per l'aggregazione di particelle di una fase dispersa, non poteva non verificarsi molto frequentemente anche allorchè si tratta di processi che avvengono nell'interno di organismi.

¹⁾ Specialmente nei casi qui esaminati di smescolamento di sistemi binarii o ternarii, inizialmente almeno, la fase dispersa è da considerare come costituita da una soluzione soprassatura capace di cristallizzare.

²⁾ Cfr. p. es. PRZIBRAM ('06 p. 246), WOLF, OSTWALD ('10 p. 122).

³⁾ Per ulteriori notizie e per la lunga bibliografia relativa, cfr. p. es. LEHMANN ('88 p. 726-737), BÜTSCHLI ('94 p. 260-6, '98 p. 133-1), WOLF, OSTWALD ('10 p. 122) etc.

⁴⁾ Con ogni probabilità sono di natura differente i fenomeni di aggruppamenti più o meno regolari di particelle fluitanti alla superficie di un liquido (per queste cfr. spec. QUINCKE '98, VIOLA '02 p. 12 e KRULLA '09). Rientrano in gran parte in tale categoria i fenomeni di aggregazione di zoospore e di altre particelle leggere sospese studiate da SACUS '76, e di *Englena viridis* ampiamente studiati da WAGER '11, e quelli di aggregazioni anche in serie lineari di particelle di nerofumo immerse in gelatina, osservate da RHUMBLER '94 p. 524 nota.

Fenomeni di confluenza solo parziale di granuli endocellulari sono molto frequenti (cfr. p. es. le osservazioni di ROSA '02 p. 122) sui cloragosomi caratteristici di alcune cellule degli Oligocheti e quelle di RUMBLER ('93 e '94 p. 527) sul modo di confluire dei nucleoli dei nuclei dei Protozoi, ma a noi interessano specialmente quei casi in cui ciò si verifichi in modo da aversi la formazione di serie lineari.

Uno di tali casi è noto ad ogni studente che faccia i primi esercizi di microscopia, ed è anche fra i più caratteristici. Intendo parlare dell'associazione seriale degli eritrociti di alcuni mammiferi in modo da formare rotoli di monete. Su questo fenomeno, che si può anche osservare nell'interno dei sottili vasi dell'animale vivente, vi è una bibliografia già abbastanza lunga ¹⁾, specialmente perchè è un problema che strettamente si connette con quelli dell'agglutinazione in generale e degli eritrociti in particolare ²⁾. Per noi è importante specialmente la constatazione obbiettiva che questo fenomeno dà spesso origine ad associazioni di eritrociti spesso non brevi (cfr. Fig. 20) e quasi sempre uniseriali e che, con grande probabilità, anche in questo fenomeno la tensione superficiale deve avere una parte predominante, come ha sostenuto specialmente HEIDENHAIN ('04). Non è escluso che l'ordinamento esattamente seriale dei singoli individui in alcune colonie di microrganismi (cfr. spec. quelle del bacillo del carbonchio) non sia dovuto almeno in parte anche a cause simili. Lo stesso è anche molto probabile per l'ordinamento spesso molto regolarmente seriale dei singoli spermatozoi nell'interno dei fascetti nel testicolo, o per le esperienze di ROUX ('96 p. 399) sulla associazione in lunghe serie lineari di cellule della blastula di rana artificialmente isolate ed immerse in soluzione salina ³⁾.

Ciò che vale per cellule isolate vale naturalmente anche per parti della cellula nell'interno di questa. Associazioni di nuclei si verificano in condizioni alquanto patologiche nei sincizii, e portano spesso alla formazione di lunghe serie lineari o, per l'incom-

¹⁾ V. per questa spec. HEIDENHAIN '04, '11 p. 1068-1070 e JOLLY '09.

²⁾ Cfr. per es. ARRHENIUS '09.

³⁾ Come è noto (cfr. JENKINSON '09 p. 150) si ritorna ad avere associazione dei blastomeri, in modo da ottenere uno sviluppo normale, riponendo in acqua di mare normale uova di Echini in segmentazione posti per un certo tempo in acqua priva di sali di calcio, ciò che, come si sa, provoca la separazione dei blastomeri.

pleta fusione, a nuclei giganteschi più o meno cilindroidi. Questo fenomeno è stato specialmente osservato da HIS ('97 p. 33) e RAFFAELE ('98 p. 66 fig. 28 e 29) nel sincizio perilecitico di uova di pesci, da NEMEC ('10 p. 124 e ss., fig. 66 e ss.) nelle cellule multinucleate che formano i vasi delle Euforbiacee (cfr. Fig. 19) e da BRACHET ('10 p. 289) per i nuclei spermatici nelle polispermie eccessive delle uova di Anuri.

Per elementi di dimensioni ancora minori, ricorderò in primo luogo le associazioni già citate dei mitocondri in serie lineari, che, (cosa per noi del più alto interesse) frequentemente si verificano proprio durante la mitosi, come è stato constatato specialmente da MEVES ('08² p. 839-840), da GIGLIO-TOS e GRANATA ('08) e da NICOLOSI-RONCATI ('10). Probabile, ma ancora discussa (cfr. p. es. LEVI '11 p. 170), è l'origine delle miofibrille da associazione di granuli, sostenuta inizialmente da GODLEWSKI ('01) e l'analoga origine delle neurofibrille; simili sono i fenomeni osservati da MOROFF ('09 p. 445) di associazione terminale di elementi precedentemente isolati del nucleo vitellino di uova di Copepodi che solo lentamente si fondono fra di loro tendendo così a formare « chromosomen-ähnliche Gebilde » come l'autore si esprime.

Rientrano anche in questa categoria di fenomeni le osservazioni di RHUMBLER ('94 p. 524) di associazioni lineari di nucleoli di *Succammina sphaerica*, di MAZIARSKI ('11 p. 429 tav. 23 fig. 32) di ordinamento seriale di granuli endonucleari nelle cellule di glandole filiere di larve di *Lymantria dispar* (Cfr. Fig. 9), di WALKER ('07) che vide in alcuni leucociti del midollo osseo di mammiferi granuli protoplasmatici di solito sparsi nel citoplasma, ordinati invece in lunghe serie lineari ed anche parzialmente fusi fra di loro in un filo continuo, quelle di LUDEGARD ('10 p. 343) di agglutinazione a catena di leucoplasti, sia pure, come egli crede, a causa di artefatti di preparazione, quelle di RETZIUS ('10 p. 10-11 e t. III fig. 17-19) sull'ordinamento seriale di granuli della capsula gelatinosa delle uova di *Parechinus miliaris* colorabili col blu di metilene ed ancora altri fenomeni simili ¹⁾. Fra tutti questi fenomeni, i più interessanti per noi sono le formazioni endonucleari colorabili che compaiono nelle cellule dei tentacoli di *Drosera* sperimentalmente stimulate. Secondo le osservazioni di ROSENBERG infatti ('09² p. 167-171) questi corpi, per i quali si rimane in dubbio se siano o no da

¹⁾ È da ricordare anche a questo proposito che WILSON ('99), considera i raggi fusionali come originati da aggruppamenti dei metagranuli.

considerare omologhi ai cromosomi, si aggregano fra loro tanto più quanto più forte è lo stimolo, fino a formare un unico nastro endonucleare.

L'importanza grande di questi fenomeni per l'interpretazione obbiettiva delle immagini citologiche in generale non è stata compresa che pochissimo, giacchè solo ALBRECHT ('02² p. 818) accenna alla molteplicità di forme che la viscosità delle goccioline formatesi per smescolamenti nel protoplasma può offrire temporaneamente per il loro vario modo di aggruppamento, ed ha tentato anche di applicare questi principii a qualche fenomeno citologico obbiettivo ¹).

I rapporti tra le associazioni lineari e le torsioni

Se fino ad ora abbiamo parlato dei fenomeni di associazione in serie lineari che si verificano nella diminuzione di dispersità dei dispersoidi, è perchè queste costituiscono il presupposto necessario per l'analisi di quei fenomeni speciali nei quali le serie che così si ottengono hanno la tendenza ad un andamento elicoidale.

Le associazioni lineari in uno spazio limitato.

Già la semplice associazione seriale di elementi isolati porterebbe anch'essa necessariamente ad avvolgimenti irregolari dei filamenti così formatisi, se questi fossero costretti ad essere confinati in uno spazio relativamente ristretto, e tali avvolgimenti tenderebbero proprio a dare ai filamenti quelle irregolari torsioni elicoidali che si osservano nei cromosomi alla profase, specialmente se la sezione dei filamenti originati in questo modo non fosse circolare ma appiattita ²).

Questa spiegazione delle forme elicoidali dei filamenti cromatici alla profase può essere forse valida in alcuni casi ³), anche se

¹) Molto più fuggevoli e generali sono gli accenni di MÜNCHEN ('07 p. 677) della possibilità teorica di ordinamenti seriali anche endocellulari dei suoi Chitonoblasti.

²) A questo modo di concepire i fenomeni si potrebbe specialmente ricondurre l'ipotesi abbozzata da GRÉGOIRE ('99 p. 249) ed in seguito da lui stesso abbandonata, di cui abbiamo già parlato.

³) Specialmente forse per la parte media dei cromosomi delle prime mitosi di segmentazione delle uova di *Ascaris megalocephala*.

non si comprende quale sia la causa che obbliga i cromosomi ad occupare in tale stadio solo il volume nucleare. Non è però certamente da considerare questa come la causa più generale delle torsioni profasiche, specialmente quando si consideri che non può essere valida per quelle di piccolo raggio e specialmente poi che associazioni primitivamente elicoidi possono essere formate anche nella completa assenza d'una limitazione spaziale estrinseca, anzi perfino nelle libere immensità dei cieli ¹⁾.

Le associazioni lineari primitivamente elicoidi.

Questi fenomeni nelle sostanze non organizzate sono tutt'altro che rari: ed è stato merito specialmente di G. QUINCKE d'avere

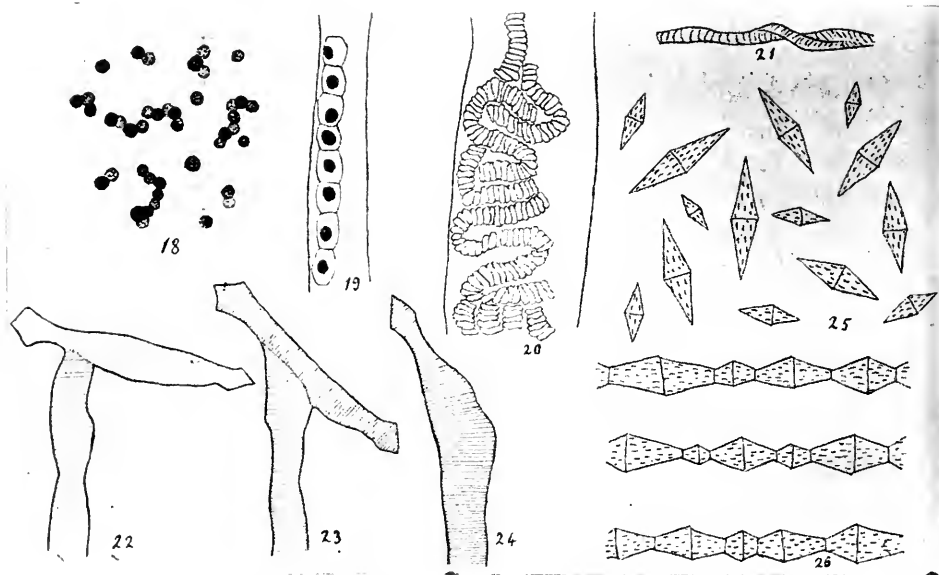


Fig. 18-26. - Le associazioni dei globuliti e dei cristalli fluenti

Fig. 18. da FISCHER '99 p. 37, fig. 4 f. Forme di associazione di granuli formati per la precipitazione di una soluzione di albumose con il liquido di ALTMANN.

Fig. 19. (da NEMEC '10 p. 124, fig. 66 g. Associazione seriale di nuclei nei giovani vasi di *Hircinus communis*.

Fig. 20. da JOLLY '09 p. 105, parte della fig. 5. Formazione di pile di eritrociti nei sottili vasi dell'ala di pipistrello vivente.

Fig. 21. (da QUINCKE '01 p. 75 fig. 6. Filamento elicoidale da una sottile sospensione di caolino dissecata sul mercurio.

Fig. 22, 23, 24. da LEHMANN '95 p. 94, fig. 2. Stadii successivi della fusione di due cristalli di clorato di potassio.

Fig. 25, 26. (da LEHMANN '08 p. 189, fig. 16, 17) Associazione di cristalli fluenti in serie lineari allorché vengono rotolati passivamente.

¹⁾ Cfr. le nebulose elicoidali scoperte da HOLDEN.

molto insistito sulla possibilità della formazione di forme elicoidi dalle più diverse sostanze colloidali ¹⁾. Basterà citare che egli ha ottenuto filamenti elicoidali da sottili sospensioni di caolino, dissecate sul mercurio ('01 p. 76 fig. 6) (cfr. Fig. 21), nel disseccamento di gocce di acido silicico colloidale ('02³ p. 806; 810 fig. 90, *g, h, i*; p. 821, fig. 6) ²⁾, dal disseccamento di idrato di ferro colloidale ('02³ p. 976) o dalla disidratazione di questo mediante l'azione della glicerina ('02³, p. 983), e ne ha osservate pure durante il disseccamento di soluzioni colloidali di As_2S_3 ('02³ p. 986), di zolfo colloidale ('02³, p. 989, 996), di acido tannico colloidale ('03¹ p. 513 e 516, fig. 128 *b*).

Più che queste osservazioni fatte su colloidi inorganici, a noi però interessano quelle fatte su sostanze albuminoidi. FISCHER ('99 p. 283-4), precipitando con alcool una soluzione di albumose al 10 % che era stata fatta penetrare nelle cellule vuote di midollo di sambuco, ottenne la precipitazione di quella in grossi granuli o incomplete associazioni nodulose di forma varia, a volte allungati, « und selbst solche Umbiegungen die auf gewissen Stadien der Mitose die Chromosomen zeigen, nicht vermissen lassen »; ed HERRERA ('02 p. 160 fig. 2), facendo agire in alcune speciali condizioni acido fosforico od acido acetico sull'albumina, ottenne filamenti elicoidali anche colorabili col verde di metile. Le ricerche più sistematiche ed estese sono state fatte anche in questo campo da QUINCKE ('03¹ cfr. p. 701 n. 25), che ha riscontrato filamenti elicoidali nella gelatina solidificata osservata a nicol incrociati (p. 489 fig. 120 *c*), durante il disseccamento di albumina d'uovo o di siero di sangue (p. 496-7 fig. 122 *a, b, c, k*), ed anche per spontanea deposizione da albumi d'uovo diluiti con 9 volumi d'acqua e filtrato (p. 503-4) ³⁾.

Le forme elicoidi nei cristalli.

Ma a noi, anche più che queste associazioni in filamenti elicoidali che avvengono specialmente nel disseccamento di sostanze colloidali amorfe, interessano, per considerazioni che meglio svol-

¹⁾ Cfr. QUINCKE '02³ p. 797 e 1035-6.

²⁾ Simili fenomeni erano stati già visti anche da BÜTSCHLI '98 p. 82 tav. 8 fig. 7).

³⁾ Rientrano forse anche in questa categoria di fenomeni la formazione di filamenti elicoidi di aspetto complessivo molto simili ai cromosomi profasici, che si formano per associazione di particelle di carbonio incombusto allorché una lampada a petrolio « fila ».

geremo nel quinto paragrafo del capitolo prossimo e nel primo del capitolo quarto, le forme elicoidali che si possono osservare nelle sostanze cristalline. Ivi esse si riscontrano molto frequentemente, specialmente allorchè la cristallizzazione si deve verificare in un mezzo alquanto viscoso ¹⁾ e sono da molto tempo noti sotto il nome di « trichiti » quei caratteristici cristalli microscopici anomali (dello spessore di pochi μ) filiformi o nastriformi, molto spesso curvi o piegheggiati ed anche avvolti ad elica, spesso aggrovigliati fra di loro come ciuffi di capelli, che in tali condizioni si possono osservare (cfr. spec. LEHMANN '88, p. 362-3, 374-7). Avremo occasione di ritornare in seguito sulle condizioni della loro stabilità; qui farò notare però che, con ogni probabilità ²⁾, come risulta anche dagli studi sul modo di accrescimento dei cristalli liquidi (cfr. LEHMANN '06¹ p. 22 e '06³ p. 607), i trichiti si originano certo spesso dall'accrescimento terminale asimmetrico di nuclei iniziali ³⁾, e quindi non possono avere nemmeno essi analogia con i cromosomi per ciò che riguarda il loro modo di formazione.

Non sono soltanto i trichiti le forme più o meno irregolarmente elicoidi che si possono ottenere per effetto delle forze che agiscono nella cristallizzazione, ed è più che probabile che, specialmente nella formazione di grossi cristalli elicoidali ⁴⁾ o di aggregati cristallini elicoidali quali sono quelli studiati da THOMAS ('66) e da GAUBERT ('06 e '08), debbono avere una parte preponderante le forze che producono l'associazione in un unico complesso di individui cristallini isolati ⁵⁾.

Sono quindi del più grande interesse per noi, specialmente per ciò che diremo in seguito, le notizie intorno alle cause dei fenomeni di associazione di individui cristallini in aggregati più complessi ed agli effetti che si possono ottenere in tali casi.

Come è noto, sul modo di formazione dei tipici geminati dei cristalli solidi, ben poco si conosce e sono solo supposizioni più o meno fondate quelle che in tale fenomeno abbiano influenza la

¹⁾ Probabilmente appunto per questa ragione i trichiti sono frequenti nelle rocce eruttive rapidamente raffreddate.

²⁾ Cfr. LEHMANN '88 p. 363-1.

³⁾ Cfr. anche il caso dei cristalli elicoidali ottenuti da TAMMANN ('03 p. 131) per raffreddamento di benzofenone liquido in determinate condizioni.

⁴⁾ Frequentemente ne presenta p. es. il quarzo.

⁵⁾ È da ricordare a questo proposito che non sono rare le associazioni seriali non rettilinee di globuliti (cfr. BÜRSCHLI '94 p. 161).

viscosità del mezzo o l'aggiunta di sostanze che mostrano movimento Browniano (cfr. LEHMANN '88 p. 411-6 e DOELTER '05 p. 193); ma più conosciuti sono invece altri fenomeni prossimi che maggiormente c'interessano.

Sono fatti molto noti che un cristallo rotto, messo in una soluzione satura « guarisce » ¹⁾, che una fine polvere cristallina nelle stesse condizioni si trasforma in un aggregato di cristalli più voluminosi ²⁾, che in alcune leghe metalliche con l'andar del tempo i cristalli che vi si formano tendono a riunirsi assieme in modo che quelli di identica composizione finiscono col formare aggregati cristallini più o meno continui, come gocce che confluiscano parzialmente fra di loro ³⁾, ed infine che, in determinate condizioni di smescolamento aggregati di globuliti possono trasformarsi sia pure indirettamente in cristalli ⁴⁾.

Ora per tutti questi fenomeni coloro che se ne sono occupati, concordano nel riconoscere che tali associazioni sono manifestazioni dell'azione della tensione superficiale ⁵⁾, giacchè, come è noto dalle considerazioni di GIBBS, CURIE ed altri, lo sviluppo assoluto e relativo delle diverse facce cristalline e quindi il numero dei cristalli ed il loro *habitus* debbono essere tali da essere in equilibrio fra di loro e con la soluzione. Recentemente PAWLOW ('10) ha analizzate appunto sotto questo punto di vista le condizioni di stabilità delle diverse forme sotto le quali si può presentare una determinata quantità di sostanza.

Nella serie di stabilità decrescente da lui stabilita si vede come l'energia di superficie complessiva del sistema vada crescendo parallelamente non solo al numero totale di individui cristallini isolati, ma anche alla progressiva complessità dei geminati esistenti. È per noi specialmente interessante la considerazione che egli fa, che non è detto che si debba formare subito e soltanto la forma che realizza il minimo possibile di energia di superficie, conseguentemente al principio di WILH. OSTWALD ('02 p. 445, 449

¹⁾ Cfr. DOELTER '05 p. 189-190.

²⁾ Cfr. PFAUNDLER '76.

³⁾ Cfr. GERTLER '10 p. 160 ss., 330. Forme iniziali di tale fenomeno sono p. es. la confluenza in un unico nucleo allungato di tre nuclei distinti, ma prossimi e posti su di una sola linea osservata da TAMMANN ('03 p. 150, fig. 51) nella cristallizzazione per raffreddamento del betolo liquido.

⁴⁾ Cfr. LEHMANN ('88 p. 726-737) e ciò che abbiamo detto a pag. 73.

⁵⁾ Cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 750; DOELTER '05 p. 189-190.

e ss.) che un sistema che abbandona uno stato instabile tende a raggiungere non lo stato assolutamente più stabile, ma quello immediatamente più stabile del precedente. Ciò che è prevedibile nella cristallizzazione è che siano inizialmente realizzate condizioni di equilibrio molto instabili per altissimi valori dell'energia di superficie dovuta a grande numero di nuclei isolati ed a geminati molto complessi, e che solo progressivamente si ottengano equilibri sempre più stabili per riduzione del numero dei nuclei isolati e per semplificazione della complessità dei geminati ¹⁾.

Dunque l'osservazione e la teoria dimostrano che nei fenomeni di cristallizzazione, specialmente se lenta e difficile, i fenomeni di associazione regolare di elementi primitivamente isolati e di riordinamento interno degli aggregati così formati, debbono avere una parte importante.

Le torsioni nell'associazione dei cristalli fluenti.

Ora, ritornando all'argomento principale di questo capitolo, ci domandiamo: questi fenomeni di associazione regolare di parti isolate possono, ed in che modo, avere importanza per l'interpretazione delle torsioni profasiche dei cromosomi?

Forme elicoidali per associazione regolare di individui cristallini si potrebbero avere per geminazione in serie ciclica secondo facce non in zona di un'unica forma; ma non sono certo questi fenomeni, rari e mai molto complessi, quelli che dobbiamo tener presenti. Dobbiamo invece ricordare da una parte la tendenza all'associazione e fusione dei cristalli simili formatisi nella massa d'una lega di cui abbiamo già parlato, e dall'altra alcuni interessantissimi fenomeni scoperti da LEHMANN e da lui attentamente studiati.

Intendo parlare di ciò che è possibile osservare nella formazione dei cristalli fluenti ²⁾ p. es. per raffreddamento d'una soluzione alcoolica satura di un oleato alcalino. In tali casi (cfr. spec. LEHMANN '95 p. 92-3, '03 p. 322-4, '08 p. 596, fig. 1, 3 e p. 488-9, fig. 16-17 per l'associazione in lunghi filamenti), si vede inizialmente

¹⁾ Si possono forse ricordare a proposito di questa diversa stabilità in condizioni diverse dei geminati molto complessi e dei cristalli unici, anche quei corpi che ad una determinata temperatura si presentano come un cristallo unico di un determinato sistema, e come un geminato molto complesso di un altro sistema a temperatura diversa. Il passaggio avviene in modo continuo per le variazioni continue del grado della geminazione (cfr. DOELTER '05 p. 30).

²⁾ Traduco così, seguendo VIOLA ('12), l'aggettivo « fließende ».

un progressivo confluire di corpuscoli isolati in cristalli maggiori che otticamente si dimostrano tosto unici. Il fenomeno avviene molto rapidamente allorchè si tratta della riunione di parti relativamente piccole, mentre nel caso in cui si abbia a che fare con cristalli agliformi di dimensioni maggiori che vengano a contatto con le loro estremità formando fra loro un angolo qualunque (cfr. Fig. 22-24 e 25-26) avviene prima una *torsione* di ambedue gl'individui fino a che si raggiunga una identità di orientamento ¹⁾ e solo in seguito si ottiene una regolarizzazione della forma esterna (cfr. LEHMANN '95 fig. 2 a-c) ²⁾.

È certo probabile che fenomeni paragonabili a questi si verifichino anche nello smescolamento di soluzioni di albuminoidi capaci di cristallizzare, poichè i cristalloidi rigonfiabili che tali sostanze formano, hanno da una parte molti punti di contatto con i cristalli fluenti e dall'altra hanno con ogni probabilità struttura e caratteri intermedi fra quelli dei tipici cristalli ed i gel. È quindi molto probabile che possano valere anche per essi le osservazioni che hanno dimostrato che nella formazione dei gel hanno una grande parte i fenomeni di associazione e fusione parziale di globuli molto viscosi. Per quanto conosco però, non sono stati fatti ancora su questo argomento studi speciali.

Cristalloidi filiformi con andamento più o meno fortemente elicoide certamente esistono (cfr. MOLISCH '85 p. 197; ZIMMERMANN '93² p. 72, 114; REINKE '96 p. 40; BALLOWITZ '00 p. 255 Tav. 14, fig. 5 p, q; REICHERT e BROWN '09 p. 84; NEMEC '10 p. 171) ed anzi è stata anche notata la grandissima somiglianza che alcuni di questi presentano con le formazioni che vanno sotto il nome di mitocondri (v. p. es. NEMEC '10 p. 171). È d'altra parte pure sicuro che cristalloidi geminati possono esistere (cfr. p. es. SCHIMPER '81 p. 141, GIARDINA '05. REICHERT e BROWN '09 cfr. spec. p. 134-5), ed in un caso è stata anche osservata (MIKOSCH '90 p. 35) la formazione di

¹⁾ Anche nell'associazione di cellule isolate di blastule di Rana, poste in soluzione di cloruro di sodio (1 $\frac{1}{4}$ %) studiata da ROUX ('96 p. 399), le cellule avendo assunta forma allungata, tendono a riunirsi per le estremità, « wohl unter Drehung der länglichen sich noch nicht berührenden Zellen ».

²⁾ Anche qui, come in generale in tutti i fenomeni di associazione, le particelle sospese sono in continuo movimento. Ora è molto probabile che, specialmente allorchè le associazioni cominciano ad essere di notevole lunghezza, un certo numero dei ripiegamenti dei filamenti non possa anche essere causato da pressione sia pure fuggevole, di filamenti contigui.

cristalloidi filiformi da una massa granulosa endocellulare per ordinamento progressivo dei granuli ¹⁾ in filamenti, cioè proprio in modo analogo a ciò che abbiamo visto avvenire nei cristalli fluenti, ma nuove osservazioni in proposito sarebbero molto desiderabili, specialmente perchè non mancano osservazioni ²⁾ di accrescimento di cristalloidi per semplice apposizione di nuova sostanza ad un unico nucleo primitivo di cristallizzazione.

Le forme elicoidi e le variazioni di dispersità

Riassumendo i dati che abbiamo raccolti in questa analisi, possiamo affermare che la forma di filamento irregolarmente elicoidale, (la forma più irregolare che possa assumere una linea), anche fuori degli organismi si trova molto spesso verificata. In generale essa si riscontra solo nei casi in cui non sia molto alto il valore della tensione superficiale tra la fase elicoidale e la fase esterna ed è quindi in generale instabile. Si comprende quindi anche come tale forma possa essere raggiunta per molteplici vie ³⁾. Però, poichè tale forma realizza uno sviluppo di superficie intermedio fra quello di elementi isolati e di un complesso omogeneo rettilineo o addirittura sferoidale, molto spesso si ottengono forme elicoidali come termini

¹⁾ Cfr. specialmente ZIMMERMANN '93¹ p. 65, 66 e soprattutto il capitolo dedicato a questo argomento (p. 66-8 e tav. 2, e p. 30-35) per i cristalloidi endonucleari di *Polypodium ircoides*, dal quale risulta che molti piccoli globuli sferici progressivamente associandosi e riducendosi di numero si trasformano in cristalloidi limitati da facce quasi piane (Cfr. Fig. 6-8).

²⁾ Cfr. p. es. LIST '97.

³⁾ Oltre i fenomeni già citati ricorderò anche che vene liquide che penetrino in un liquido diverso, specialmente se alla superficie di contatto si formi una nuova sostanza insolubile, assumono spesso forma irregolarmente elicoidale (cfr. spec. QUINCKE '02¹ p. 666, 704, 709; '02³ p. 794, 813, 998, 1002, 1008). Questo autore crede anche ('02 p. 32) che i cristalli elicoidali possano dovere questa forma al fatto di essersi originati da sistemi analoghi.

È anche interessante notare che in un sistema difasico, allorchè la fase esterna, per mutate condizioni deve diventare interna, dovrà passare più o meno rapidamente per la forma di fasce irregolarmente e variamente elicoidali prima di raggiungere quella di gocce sferoidali, specialmente se esiste la tendenza ad un orientamento molecolare interno. L'ipotesi di GRÉGOIRE ('06 p. 330), citata a p. 94-5, può essere fatta rientrare sotto questa enunciazione generale (v. anche QUINCKE '02³ p. 796, 1012-3).

di passaggio nella diminuzione di dispersità ¹⁾ (cfr. QUINCKE '02³ p. 1041). Specialmente poi nelle sostanze capaci di cristallizzare, in cui l'associazione può essere orientata, poichè la forza di attrazione in esse deve variare con la direzione ²⁾, non si dovrebbe mai avere altra forma fuori di quella irregolarmente e variamente elicoidale, quando si supponga che si abbia a che fare con l'associazione esclusivamente terminale di cristalli allungati disordinatamente disposti con proprietà analoghe a quelle dei cristalli fluenti, in un mezzo viscoso, poichè in tal caso i singoli cristalli dovrebbero più o meno notevolmente torcersi e nei modi più varii per poter far sì che coincidano le direzioni omologhe degli individui che si fondono ³⁾.

Concependo in questo modo i fenomeni, tutto ciò che si osserva per le torsioni dei cromosomi profasici riceve una semplice spiegazione.

I. Si comprende perchè il numero assoluto degli avvolgimenti e delle torsioni dei filamenti cromatici debba essere tanto maggiore quanto più precoce è lo stadio che si esamina, perchè in tal modo proporzionalmente maggiore è anche lo sviluppo totale di superficie della fase « cromatina » che si va progressivamente smescolando.

II. Si comprende perchè su di uno stesso cromosoma si alternino in modo vario torsioni destrorse e torsioni sinistrorse e perchè il numero totale di ambedue queste specie di torsioni sia sensibilmente identico, essendo eguali le probabilità che sia l'una che l'altra direzione di avvolgimento si verifichi, poichè identico nei due casi è lo sviluppo di superficie che così si ottiene ⁴⁾.

¹⁾ Questo è probabilmente anche il caso per quelle interessanti forme che si osservano p. es. in una emulsione di oleato di ammonio esposta all'aria e che WAGER ('11 p. 372-381, tav. 34, fig. 32) ha ottenuto con l'ossidazione di sviluppatori fotografici.

²⁾ Cfr. VIOLA '12 p. 90.

³⁾ Di ciò è facilissimo convincersi esaminando nello spazio la figura che si deve finire con l'ottenere dall'associazione terminale uniseriale di molti segmenti disposti primitivamente in un ordine casuale.

Nel piano naturalmente, invece di linee variamente elicoidali, si avrebbero linee piane con gomiti numerosi e irregolari. Per la possibilità di associazioni seriali di segmenti cromatici cfr. p. 96-7.

⁴⁾ Dato tutto ciò che abbiamo detto, credo assolutamente inutile fermarsi a mostrare le assurdità alle quali porterebbe l'ipotesi, che forse qualcuno sarebbe tentato a fare, di un rapporto esistente fra le torsioni destrorse e le levogire

III. Si comprende perchè il numero delle torsioni sia sensibilmente proporzionale alla lunghezza del cromosoma, essendo appunto costanti per unità di lunghezza le probabilità che si verifichi un determinato numero di torsioni¹⁾.

In questo modo quindi, indirettamente e per una via insospettata, giungiamo di nuovo alla conseguenza che i cromosomi si formano *ex novo* alla profase da una sostanza prima molto più fortemente dispersa.

III. I caratteri fisici dei cromosomi

1. La grandezza assoluta ed il numero dei cromosomi

Costanza numerica media di altre strutture citologiche.

Essendomi occupato di proposito a lungo del lato citologico della questione del numero dei cromosomi, sia nelle condizioni normali che in quelle più o meno notevolmente anormali, mi limito a rimandare per tali argomenti a queste mie precedenti memorie (cfr. spec. '09 p. 133-153 e '11² p. 143-151). Qui ricorderò solo, con NEMEC ('10 p. 371) e MEVES ('11 p. 296) che i cromosomi non sono punto le sole strutture endocellulari che si ripresentino in condizioni determinate in numero sensibilmente costante, ma sono solo le più note. Agli esempi portati da questi aa. aggiungerò quello della sensibile costanza numerica per determinate condizioni di osservazione di differenziazioni cellulari anche meno « nobili », quali p. es. le gocce oleose delle uova di Teleostei o i granuli di vitello delle uova di qualunque animale ad un determinato grado di sviluppo, i cristalloidi nelle cellule in cui se ne formano (molto frequentemente dello stesso ordine di grandezza dei cromosomi), i granuli del nucleo vitellino delle uova in cui esiste, e così via.

Risulta anche sufficientemente chiarito da quanto ho qui scritto a p. 56-83 e 95-114 che con ogni verosimiglianza tutto il processo della normale formazione dei cromosomi è l'effetto di una progres-

ed i fenomeni della sessualità, analogamente al rapporto fra le forme cristalline enantiomorfe e la struttura molecolare.

¹ Per l'analisi delle cause del diverso modo di presentarsi delle torsioni dalla pro- alla metafase, vedi il secondo paragrafo del quarto capitolo.

siva diminuzione della dispersità della cromatina, che si verifica in modi probabilmente vari nei diversi casi, dal raggruppamento degli ultramicrosomi all'associazione terminale di segmenti cromatici di dimensioni sensibili ¹⁾.

Il numero delle particelle di una fase dispersa.

Ci resta quindi da studiare brevemente la parte statica del problema fisico del numero dei cromosomi di cui ci troviamo ad avere già esaminata la parte dinamica.

Da questa analisi già fatta però, anche il problema dell'equilibrio definitivo che si finisce per ottenere, viene completamente risoluto. Infatti abbiamo già visto che i fenomeni di smescolamento progressivo che si esplicano prevalentemente come diminuzione del numero ed aumento delle dimensioni delle particelle della fase dispersa, in tanto procedono in quanto variano le condizioni del sistema, perchè, nei limiti nei quali si osservano questi fenomeni critici (v. p. 64), ad ogni determinata condizione esterna, corrisponde anche un determinato sviluppo di superficie della fase dispersa, come condizione di equilibrio del sistema ²⁾ (cfr. p. 65). In qualunque momento si arrestassero le variazioni delle condizioni esterne, in quello stesso momento o quasi le condizioni di sviluppo di superficie della fase dispersa diverrebbero stabili.

Ho fatto vedere altrove (P. DELLA VALLE '11' p. 14-15) come questo principio serva a dare una spiegazione semplice dell'esistenza in una cellula di una sola o di più vescicole nucleari ed abbiamo qui visto come in questo stesso modo ricevano nuova luce i dati obbiettivi della morfologia della cromatina alla profase delle mitosi

¹⁾ BERTHOLD ('86 p. 198) nella sua analisi fisica della morfologia nucleare, spiega la costanza media e la variabilità del numero, con la costanza della massa del filamento nucleare e delle forze che provocano lo spezzettamento dello spirama. Questo errore fondamentale del credere la profase un periodo di aumento anziché di diminuzione della dispersità della cromatina è stato ripetuto frequentemente in seguito, p. es. recentemente anche da ENRIQUES ('11 p. 200).

²⁾ Secondo GIBBS ('75-78 p. 254 equaz. 566) le dimensioni delle particelle in equilibrio col sistema esterno sono date dall'equazione $r = \left(\frac{3W}{2\pi(p' - p'')} \right)^{1/2}$ dove r è il raggio del globulo in questione, W (cfr. p. 255) il lavoro necessario per la formazione del globulo, p' la pressione nell'interno del globulo, p'' la pressione all'esterno di esso. Mc LEWIS ('09²) dà invece l'altra formula $r^3 = \frac{e^2}{16\pi\sigma k}$ dove e è la carica elettrica, σ la tensione superficiale fra le due fasi, k la costante dielettrica. Vedi anche DONNAN '01 e '03 e SMOLOUCEKOWSKI '07.

normali (v. p. 75-83 e 112-114). Qui ci resta solo a mostrare come esso sia applicabile anche a ciò che si osserva per i cromosomi metafasici.

Non ha bisogno di dimostrazioni ulteriori l'affermazione che se un dispersoide in determinate condizioni richiede un determinato sviluppo di superficie fra la fase dispersa ed il mezzo di dispersione, il numero assoluto delle particelle di quella, sarà proporzionale al volume del sistema. Se cioè p. es. da $100 \mu^3$ del sistema originario si formano in media 20 particelle della fase dispersa in determinate condizioni, è sicuro che da $200 \mu^3$ di quello stesso sistema originario vedremo formarsene un numero che non dovrà essere mai molto diverso da 40.

Dopo ciò che abbiamo detto a p. 66-67 intorno al comportamento della grandezza delle goccioline di un sistema difasico liquido durante il periodo di incompleto smescolamento o dei cristalli durante la loro formazione, non è necessario aggiungere altro. Faccio solo notare che p. es. per le emulsioni ottenute con un determinato procedimento, si usa anche (cfr. p. es. WIEGNER '11) esprimere il grado di dispersità col numero delle goccioline per centimetro cubo ¹⁾, e che anche per i cristalli, sia che si originino da una fusione ²⁾, sia che sorgano per raffreddamento od evaporazione di una soluzione ³⁾, sia che si formino da un sistema ternario (cfr. p. 72-75), compare in condizioni determinate, sempre un numero determinato di nuclei di cristallizzazione per unità di volume ⁴⁾.

Si tratta dunque di un fenomeno assolutamente generale e di natura puramente fisica ⁵⁾. Come ho però mostrato ('09 p. 143-149),

¹⁾ Cfr. anche FREUNDLICH '10 p. 301. È interessante notare che il numero dei cromosomi « per centimetro cubo » è dello stesso ordine di grandezza del numero delle goccioline delle più fini emulsioni che si possono ottenere meccanicamente. Dato infatti che da un nucleo di $\mu 50 \times 20 \times 10$, cioè di $10000 \mu^3$ si abbia la formazione di 25 cromosomi, si avrebbe una concentrazione di $2,5 \times 10^6$ per cm^3 WIEGNER '11 per emulsioni di olio in acqua trovò 5×10^6 .

²⁾ « Ist die Menge einer unterkühlten Flüssigkeit klein und die Zahl der Kristallisationszentren in der Volumeneinheit gering, so wird die Zahl der Kristallisationszentren bei wiederholter Abzählung derselben schwanken wie die Anzahl jedes zufälligen Ereignisses bei einer kleinen Zahl von Einzelfällen » (TAMMANN '03 p. 119. Cfr. anche fig. 52, p. 138-156 e TAMMANN '98 p. 445 e 418-9).

³⁾ cfr. p. es. DOELTER '05 p. 183.

⁴⁾ Per l'esistenza probabile anche per i cristalli di un limite massimo di accrescimento, cfr. RETGERS ('92 p. 278-292). Cfr. anche ZSIGMONDY '05 p. 170-1.

⁵⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '10 p. 266. Cfr. anche p. 124.

questo fatto basta a dare una spiegazione completa delle leggi della normale variabilità del numero dei cromosomi e della proporzionalità di questo alla quantità di cromatina disponibile.

Da ciò che abbiamo detto è anche completamente chiaro che se diverse sono le condizioni nelle quali si esamina uno stesso sistema, diverso sarà il numero delle particelle del dispersoide che si osserveranno in un determinato volume, e propriamente si avrà un numero tanto maggiore quanto meno il sistema si sarà allontanato dalle condizioni di completa omogeneità (cfr. p. 65-66).

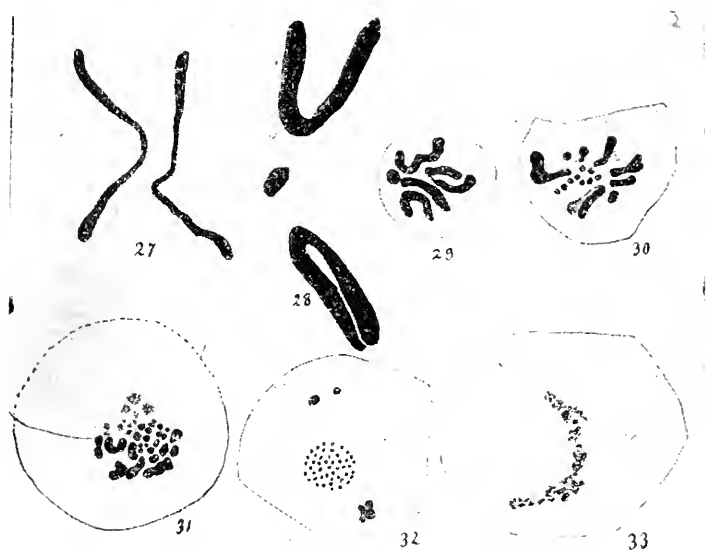


Fig. 27-32. — La variabilità del numero dei cromosomi secondo l'ambiente (Blastomeri di *Ascaris megalocephala*).

Fig. 27. da BOVERI '09, tav. 7, fig. 1 a Uovo di *univalentis* normale

Fig. 28. (da BORING '09², tav. 10, fig. 3) Uovo di *univalentis* col « piccolo cromosoma ».

Fig. 29. (da STEVENS '09, tav. 20, fig. 31) Blastomero P_3 di un uovo esposto alla luce ultra-violetta.

Fig. 30. (da STEVENS '09, tav. 20, fig. 45) Blastomero P_2 di un uovo esposto alla luce ultra-violetta.

Fig. 31. da STEVENS '09, tav. 21, fig. 5) Blastomero P_1 di un uovo esposto alla luce ultra-violetta.

Fig. 32. da BOVERI '99, tav. 40, fig. 9 Blastomero B somatico. Segmentazione normale.

Fig. 33. da P. HERTWIG, tav. 13, fig. 5) Segmentazione di uovo esposto all'azione del radio.

Questo principio, come ho mostrato in un lavoro specialmente dedicato a questo problema, permette di interpretare nel modo più logico e conseguente tutte le forme di passaggio dalla cariocinesi

all'amitosi¹⁾. Qui riporto alcune figure (Fig. 27-33) del modo di comportarsi della cromatina dei blastomeri genetici delle uova di *Ascaris megalocephala*, in condizioni diverse, che costituiscono una interessante serie continua della differenza del grado di dispersità che una stessa quantità di sostanza può presentare in condizioni diverse, ed anche la più obbiettiva riprova del concetto ora esposto, poichè si tratta di figure prese da memorie di varii autori, che o, non si sono incaricati della ricerca del significato dei fenomeni osservati, o ne hanno dato uno molto diverso.

D'altra parte questo principio è anche perfettamente in grado di dare completa spiegazione di quei casi, relativamente molto rari, in cui l'anomalia consiste, invece che nell'eccesso, nella diminuzione notevole del numero delle parti isolate che si osservano, per i quali si possono citare come esempii quelli recentemente trovati da SCHILLER ('09 p. 571 e 601) e da KRÜGER ('11 p. 184, Tav. 9 fig. 32) che addirittura constatarono l'associazione terminale²⁾ incompleta di tutte le particelle di cromatina presenti³⁾, o di un gran numero di queste. Più interessante, perchè sperimentalmente variabile, è il caso precedentemente citato delle formazioni cromosomoidi endonucleari delle cellule dei tentacoli di *Drosera*, che ROSENBERG '09² trovò tanto meno numerose quanto più intensa era la funzionalità cellulare.

È poi necessario dire che due sistemi diversi capaci di smescolamento, data anche identità di condizioni presenteranno in generale un numero diverso di particelle della fase dispersa, ma che d'altra parte sistemi composti in modi anche completamente diversi l'uno dall'altro, potranno in condizioni diverse mostrare un numero eguale di particelle della fase dispersa? Ciò come si comprende, non è solo l'equivalente fisico del comportamento del nu-

¹⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '11² e spec. p. 119. Ivi ho riportato solo il caso del fenomeno fisico probabilmente più prossimo a quello della formazione dei cromosomi, cioè quello del numero dei cristalli che si formano da una soluzione, per cui v. spec. DIELTER '05 p. 183 e PAULOW '10 p. 390-2; ma, come si vede, si tratta di una legge generale per tutti i fenomeni critici. (Cfr. p. 65-66).

²⁾ Questo fenomeno è la conferma obbiettiva della possibilità di ciò che abbiamo supposto a p. 113. Cfr. anche P. DELLA VALLE '11² p. 131-5 e 149.

³⁾ Un caso simile esiste normalmente solo per i pronuclei dell'*Ascaris megalocephala univulva*, giacchè lo spirema continuo profásico (che probabilmente ha potuto trovar credito per l'esistenza di qualcuna di queste rare anomalie) può essere considerato come ricordo del passato.

mero di cromosomi nelle cellule omologhe di specie diverse¹⁾, ma può essere anche la spiegazione di alcuni casi di aumento del numero dei cromosomi di una mitosi p. es. fino a che questa prenda l'aspetto di divisione nucleare afanimerica (cfr. P. DELLA VALLE '11² p. 144) per variazioni non dell'ambiente esterno, ma della natura stessa del sistema nucleare²⁾.

Da tutto ciò che precede risulta dunque che il numero per unità di volume delle particelle di una fase dispersa di un sistema che si trovi in determinate condizioni, deve essere considerato come una condizione di equilibrio e quindi non assolutamente determinato e costante³⁾. È però possibile che esso possa essere anche influenzato più o meno notevolmente dal modo col quale vengono raggiunte le condizioni terminali del sistema, poichè è noto che specialmente una notevole rapidità di smescolamento fa sì che il raggiungimento delle condizioni di equilibrio incontri maggiori ostacoli del solito⁴⁾. Queste considerazioni sono probabilmente da

1) V. per questo fenomeno anche p. 123. Quanto all'altro interessantissimo problema del comportamento del numero dei cromosomi nelle diverse cellule somatiche, dal quale appunto sono partite originariamente queste mie considerazioni sulla natura dei cromosomi (cfr. P. DELLA VALLE '07 p. 1), non è possibile discuterlo adeguatamente senza una larga trattazione obbiettiva dei fenomeni citologici e di quelli sui quali si fonda la credenza nella reale esistenza di vere differenziazioni somatiche.

2) Questo fenomeno, sul quale ritorneremo anche nel capitolo settimo, può prendere anche l'aspetto di ostacolo ai fenomeni di diminuzione di dispersità per aggiunte anche piccole di uno « Schutzkolloide », o diminuzione fortissima del numero dei nuclei di cristallizzazione in condizioni determinate di un sistema per aggiunte anche piccole di una sostanza estranea (per questo fenomeno cfr. spec. TAMMANN '03 p. 153).

3) BERTHOLD '86 p. 198 che credeva all'origine dei cromosomi per lo spezzettamento di uno spirema profasico, riportava alla costanza media dei valori della coesione del filamento cromatico e della tensione superficiale di esso con l'ambiente, la variabilità del numero e della grandezza dei cromosomi intorno ad una determinata media.

4) Questo fenomeno è di natura generale; si possono citare in proposito, oltre il notissimo rapido aumento del numero dei cristalli che si ottengono da una soluzione con l'acceleramento dell'evaporazione (per l'analogia con i cromosomi cfr. P. DELLA VALLE '11² p. 149) anche la diversa grandezza dei granuli di precipitazione secondo che si formano più o meno rapidamente (cfr. p. es. PERRIN '09 e spec. gli studi di VON WEIMARN '08). Ciò si verifica anche nei colloidi, nei quali i globuli che si formano nella gelificazione sono tanto più piccoli quanto più rapidamente avviene il raffreddamento (cfr. HARDY '00 p. 98 e WOLF, OSTWALD '10 p. 352).

applicare per alcuni casi di aumento del numero dei cromosomi che può giungere anche fino al punto che la divisione nucleare prende l'aspetto afanimero.

Non è inutile ricordare che queste considerazioni fisiche si accordano perfettamente con quanto ho scritto nel 1909 (v. spec. p. 143-157) trattando del problema del numero dei cromosomi e sono lo sviluppo necessario di affermazioni già fatte nella nota preliminare di questo lavoro (cfr. P. DELLA VALLE **10** p. 266).

Risposta alle osservazioni di ENRIQUES.

A questo ordine di idee però sono state mosse delle critiche di vario genere. Ad alcune prevalentemente di natura obbiettiva ho già risposto in un lavoro precedente (**11**² p. 180-187); altre più opportunamente discuteremo nel terzo paragrafo di questo capitolo. Qui è invece necessario prendere in esame alcune obiezioni mosse da ENRIQUES (**11** p. 102-9), che, pure essendo propenso ad accettare l'ordine di idee da me proposto, crede nondimeno che questo non possa reggere alle obiezioni e, quindi tenta anche di formulare delle supposizioni, che egli crede nuove. Veramente ENRIQUES (**11** p. 105) trova che non esistono contraddizioni, ma solo che sono necessarie ipotesi sussidiarie che modificano l'essenza della concezione originaria e rendono probabile che essa sia in tutto o in parte difettosa.

Analizziamo però un poco la sua analisi. In base al fenomeno della differenza del numero dei cromosomi fra i blastomeri somatici e quelli della linea germinale dell'*Ascaris megalocephala* e ad alcune osservazioni di NEMEC di variazioni del numero dei cromosomi in diverse cellule somatiche ¹⁾, ENRIQUES crede che sia necessaria per quanto lecita per sostenere la teoria una « ipotesi aggiuntiva ». Questa sarebbe quella di ammettere che la grandezza media dei cromosomi dipenda in qualche maniera da varie circostanze che si verificano nelle diverse cellule dell'organismo.

È invece evidente che secondo l'ordine di idee da me esposto, unica è la causa della normale variabilità fluttuante e delle variazioni più notevoli che superano i limiti di quella, e cioè la variabilità della grandezza media degli elementi che si formano in

¹⁾ In queste osservazioni di NEMEC, fatte su sezioni, non si può essere però sicuri che si abbia a che fare sempre con la stessa quantità di cromatina, anzi è probabile l'inverso.

condizioni diverse. Ciò risulta chiaramente dall'analisi da me fatta del significato della normale variabilità fluttuante ('09 p. 147) delle variazioni maggiori più o meno gravi ¹⁾ ('09 p. 150-2 e spec. 11²) e dalla presente interpretazione fisica già precedentemente esposta in modo esplicito in una nota preliminare ('10 p. 266).

ENRIQUES fa poi considerare che nei blastomeri somatici di *Ascaris megalocephala* il numero dei cromosomi aumenta nonostante che per la espulsione delle estremità dei cromosomi originarii, la quantità di cromatina diminuisca.

Non è necessario far notare che ciò dipende dal fatto che la grandezza dei nuovi cromosomi è molto minore di quella degli originarii, poichè deve essersene accorto lo stesso ENRIQUES che non insiste su ciò.

Molto gravi invece egli crede che siano per l'interpretazione in questione, le osservazioni sulla esistenza di una diminuzione cromatica anche nei blastomeri somatici di *Ascaris lumbricoides*, non accompagnata però da variazioni del numero dei cromosomi.

Ora mi trovo di aver già discusso anche di queste osservazioni come di un caso particolare di un fenomeno generale, frequente specialmente nelle cariocinesi con caratteri alquanto patologici, che si manifesta di solito con l'aspetto della formazione anafasica di un corpuscolo intermedio ('11² p. 164-170), interpretandola appunto come perdita di sostanza nucleare.

Nei casi più leggieri, però come sono appunto quelli osservati da MEYER e BONNEVIE per l'*Ascaris lumbricoides*, in seguito a questo fenomeno la media del numero dei cromosomi non si sarebbe potuta abbassare, data identità di condizioni, più di una unità al massimo e non è quindi ivi constatabile. Nei casi più gravi invece il numero dei cromosomi realmente si abbassa, sia che si conservino le normali dimensioni medie dei cromosomi (cfr. spec. le mitosi anomale degli ibridi di Echinodermi), sia che (essendosi per le modificate condizioni di ambiente modificata anche la grandezza media degli elementi cromatici) il numero dei cromosomi sia preventivamente cresciuto. In generale tali mitosi non hanno lunga discendenza, ma, per quanto obbiettivamente è noto, non solo non infirmano ma sono nuova prova della proporzionalità fra numero dei cromosomi e quantità di cromatina.

Sono grato poi ad ENRIQUES quando cerca egli stesso di trovare possibili adattamenti della teoria della labilità a quei fenomeni che

¹⁾ In questa categoria rientrano i due fatti citati da ENRIQUES.

secondo lui sarebbero ad essa contrarii, ma naturalmente glie ne lascio la paternità. Così p. es. per ciò che si osserva nell'oogenesi del *Dytiscus*, data la discussione da me fatta ('09 p. 142) sulla possibile non preesistenza del materiale dell'anello cromatico nei cromosomi delle mitosi degli oogonii, cessa qualunque opposizione fra la diversità di quantità di cromatina ed identità del numero dei cromosomi e quindi diviene inutile qualunque subipotesi.

Quanto alle altre obbiezioni mosse da ENRIQUES alla teoria della proporzionalità fra la quantità di cromatina ed il numero di cromosomi, basate sulla differenza di grandezza nucleare, più opportunamente le discuteremo insieme a quelle mosse da BUCHNER e da NEMEC che appunto su questi fatti si fondano.

Resterebbe qui da analizzare ciò che ENRIQUES crede di avere proposto sotto il nome di « Teoria della tensione superficiale » come sue considerazioni personali.

Il curioso però è che si tratta proprio di idee chiaramente espresse nei miei lavori che precedono il suo. Così p. es. nel mio lavoro nel 1909 si trova un capitolo (p. 152-3) intitolato proprio « Possibilità della coesistenza di cromatine diverse » in cui sono analizzate tutte le possibili influenze di questo fenomeno sul numero dei cromosomi, fino al caso limite, anche più completamente di quanto egli non faccia nel 1911 credendo di proporre una idea nuova; tutta la mia nota preliminare del presente lavoro pubblicata nel 1910 poi, è la trattazione generale del valore della tensione superficiale e dei fenomeni fisici ad essa connessi per l'interpretazione del numero dei cromosomi non solo, ma di tutti i diversi aspetti che la cromatina può assumere specialmente durante il ciclo mitotico.

Non resta che ammettere che ENRIQUES si sia tanto persuaso di ciò che udì leggere da me nel Congresso zoologico di Napoli, che, per uno strano ma non infrequente fenomeno psichico, abbia creduto, scrivendo col semplice aiuto della memoria, che si trattasse non di idee altrui, ma proprie. Non posso perciò che rallegrarmi di avere un così convinto seguace.

Possibile significato di alcuni rapporti semplici fra i numeri di cromosomi.

Prima di abbandonare questo argomento, desidero anche esprimere una supposizione, per quanto nel modo più dubitativo possibile a causa della grandissima portata che essa avrebbe.

In tutte le considerazioni fatte fin'ora, non abbiamo mai considerato i rapporti esistenti fra i numeri dei cromosomi di cellule omologhe di specie diverse ma prossime. Questo argomento è stato più volte trattato, ma sempre coi presupposti individualistici e mai dal punto di vista fisico, nemmeno da ENRIQUES che, come abbiamo visto segue tale ordine di idee e si è occupato di proposito del problema (ENRIQUES '05 e '10 p. 109-112). Regolarità di natura generale non se ne vedono, e ciò si capisce facilmente data la differente qualità e forse anche quantità della cromatina presente e le differenti condizioni del sistema.

Ma una regolarità è stata constatata almeno in alcuni casi ed è quella che spesso il rapporto fra il numero dei cromosomi di cellule omologhe di specie prossime può essere espresso con numeri semplici. Ricorderò il caso frequente di due specie una con numero di cromosomi doppio dell'altra, o di quelle in cui il rapporto può essere espresso come 2:3 (16 e 24) o come 3:4 (24 e 32) e simili che si possono trovare raccolti in parte nel lavoro di ENRIQUES ('05). Ora, poichè una identità di quantità di cromatina potrebbe non essere impossibile qualche volta per specie affini, se si consideri che in tutte le formule proposte per la determinazione del valore delle dimensioni delle particelle di una fase che possono essere in equilibrio col resto del sistema, entra sempre il valore della tensione superficiale fra le due fasi in presenza, e che dalla formula di EÖTVÖS la tensione superficiale è legata al peso molecolare tanto che mediante quella è possibile la conoscenza di questo, sorge spontanea la domanda: può il fatto dei rapporti semplici fra il numero dei cromosomi di specie prossime avere relazione col rapporto semplice fra i pesi molecolari di sostanze di composizione chimica analoga ma diversamente polimerizzate?

Se una tale interpretazione ha, come io credo, probabilità di essere vera, ognuno vede quale nuovo ed impreveduto aspetto assume anche la sempre insoluta questione della natura della riduzione sessuale del numero dei cromosomi alla metà.

2. Le differenze di grandezza fra i cromosomi.

Dati precedenti.

Ho già detto altrove ('09 p. 109 v. anche '11² p. 183) che condivido con molti citologi un profondo scetticismo intorno alle gratuite affermazioni di riconoscibilità di coppie di diversa grandezza nelle mitosi delle cellule somatiche, ed ho espresso ivi anche la mia opinione che solo con ricerche biometriche si sarebbero potute ottenere notizie serie. Aggiungevo ancora ('09 p. 109 e '10 p. 266) di avere appunto eseguite alcune di tali determinazioni quantitative, in base alle quali potevo affermare con sicurezza che differenze costanti fra i cromosomi delle mitosi studiate non esistono.

Recentemente MEVES ('11) ha completamente riconfermate queste mie affermazioni ed ha anche pubblicato dati numerici relativi. Avendo io ommesso di pubblicare in quelle notizie preventive i miei dati quantitativi, i dati del MEVES sono quindi da considerare come i primi ¹⁾ dati quantitativi del problema.

Ma il risultato della eliminazione dell'ipotesi delle coppie di cromosomi di diversa grandezza non può essere considerato sufficiente, come in generale ogni risultato negativo, giacchè nasce subito il desiderio dello studio delle probabili leggi reali di tale variabilità e della causa probabile di essa. Questo campo appunto, ancora completamente inesplorato anche dopo la memoria di MEVES e per il nostro argomento del più grande interesse, cercheremo di investigare nelle pagine seguenti in base a determinazioni obbiettive personali.

Nuove determinazioni.

Queste sono state eseguite, come anche alcune di quelle di MEVES lo sono state, sulle mitosi del peritoneo delle larve di *Salamandra* che si prestano benissimo per le notevoli dimensioni

¹ Realmente però i primi dati quantitativi sono stati dati proprio da SURTON '02 p. 31 che per primo richiamò l'attenzione sulle differenze di grandezza dei cromosomi degli spermatogoni di *Brachystola*. Anche ERDMANN ('08) ha date numerose notizie quantitative sulle dimensioni dei cromosomi, ma non sono utilizzabili per il nostro scopo, perchè quelli che fa, dà sono solo valori medi presi da determinazioni eseguite in diverse mitosi dello stesso stadio (cfr. spec. op. cit. p. 85).

assolute dei cromosomi e sono molto superiori a quelle classiche degli spermatogonii di Emitteri, poichè per i cromosomi nastri-formi degli Urodeli le differenze si esplicano quasi soltanto in un'unica direzione essendo sempre il loro spessore sensibilmente costante (cfr. anche RABL '06 p. 71), mentre per quelli tozzi degli Emitteri le differenze riguardano le tre dimensioni e sono quindi sempre micrometricamente molto piccole ed inesattamente misurabili. Restano i gravi errori dovuti alla proiezione e questo tanto nei cromosomi allungati che in quelli tozzi. L'unica consolazione è che nei cromosomi allungati e tutti variamente curvi, le probabilità di errore sono sensibilmente costanti per unità di lunghezza in tutti gli elementi e quindi i rapporti mutui probabilmente non ne vengono alterati. Qualche vantaggio porta anche la forma fortemente appiattita delle mitosi studiate.

Superiorità assoluta però hanno le mitosi del peritoneo della *Salamandra* e di pochi altri tessuti in confronto a tutte le altre per questi studii, in quanto quelle possono essere studiate integre cioè senza l'uso dei tagli che rende sempre problematica la reale integrità dei cromosomi che si osservano.

Per maggiore garanzia di esattezza, fra le determinazioni che riporto, ve ne sono anche di quelle che si riferiscono ad alcune mitosi di cui ho dato i disegni nel mio lavoro del 1909, ciò che permette per esse di indicare anche i singoli cromosomi di cui si parla e lo stadio in questione senza ulteriori figure. Le determinazioni furono eseguite su disegni corrispondenti all'ingrandimento di 2700, fatti con la camera lucida e completati nei particolari con l'osservazione diretta ¹⁾.

Per le determinazione dei cromosomi presentanti così numerose ed irregolari curve, mi sono servito di un curvimetro (della fabbrica G. Coradi, Zurigo), di proprietà del Gabinetto di Calcolo Infinitesimale della nostra Università, di cui debbo l'uso alla cortesia dell'illustre Prof. TORELLI. Mediante questo curvimetro venivano fatte due determinazioni della lunghezza di ciascun cromosoma, che di solito non differivano che pochissimo fra di loro, e di queste prendevo la media. L'errore probabile di determinazione in questo modo non superava 1 mm. di disegno ²⁾.

1) Per i mezzi di osservazione adoperati cfr. le indicazioni date nella spiegazione delle tavole.

2) Un metodo teoricamente più esatto e che io ho anche a lungo tentato,

Dai dati numerici che pubblico, e specialmente dalla trascrizione grafica della loro seriazione, risulta evidentemente e senza bisogno di ulteriori considerazioni, appunto ciò che ho precedentemente affermato e che anche MEVES ha ritrovato, cioè che non esistono punto coppie. Non è nemmeno possibile, come vedremo tra poco, parlare di differenza fra gruppi distinti di cromosomi poco diversi fra loro e separati invece dagli altri da una notevole differenza di dimensioni, come invece sembra che MEVES sia propenso a credere.

Valori osservati e valori prevedibili per semplice fluttuazione.

Ciò che ha il valore massimo in questo campo è l'analisi dell'aspetto generale di questa variabilità di grandezza dei cromosomi. A prima vista le seriazioni che pubblico non sembrerebbero simili a quelle che di solito si ottengono nella massima parte degli altri casi analoghi di variabilità fluttuante. Questa differenza è però soltanto apparente come si può vedere determinando la deviazione dei valori osservati da quelli che sarebbero stati prevedibili per il calcolo delle probabilità.

La trattazione statistica dei singoli gruppi costituiti dalle dimensioni dei diversi cromosomi di ciascuna mitosi, in cui il numero delle varianti non è e non può essere maggiore di due dozzine circa, sembrerebbe a prima vista assurda, poichè simili studi non si fanno che con migliaia di varianti. È però possibile, con alcune considerazioni, determinare il grado di concordanza fra l'andamento reale della variabilità delle dimensioni cromosomiche e quello che si sarebbe dovuto osservare se le differenze esistenti fra di essi non fossero state che l'effetto del caso, ed avessero quindi seguito le leggi della solita variabilità fluttuante. Per questo scopo, fra le due forme equivalenti di trascrizione grafica dei dati statistici, la curva di distribuzione e la curva di frequenza, si presta

è stato quello di cercare di riprodurre con un sottile filo, flessibile ma non elastico (ottimo è quel sottile filo di piombo che serve per le valvole elettriche fusibili), le diverse curve e posizioni relative dei cromosomi. Nonostante però che in questo modo avessi dovuto ottenere dei valori più alti che col curvometro, poichè così potevo tener conto anche delle curve svolgentisi obliquamente al piano del preparato, ne ottenevo invece costantemente di inferiori. Ciò dipende dal fatto che nel caso frequente di numerose curve a piccolo raggio in direzioni diverse, il filo difficilmente vi si adatta con esattezza e tende invece sempre a seguire una via più breve.

nel nostro caso molto meglio la prima; e di essa appunto ci serviremo, seguendo da vicino i metodi indicati da GALTON prima nella celebre « Natural Inheritance » e perfezionati in seguito recentemente da lui stesso (07).

È possibile infatti di calcolare, mediante l'integrale di probabilità, quale debba essere il valore della deviazione dal valore mediano di un termine qualunque di una seriazione normale, prendendo come unità la « standard deviation » o σ , o variazione probabile. Questi valori sono stati appunto calcolati da SHEPPARD nella tavola che accompagna il citato articolo di GALTON per ciascuno dei 1000 gradi in cui si suppone divisa la totale ampiezza di variabilità.

L'applicazione al nostro caso per ottenere i valori che si sarebbero dovuti ottenere teoricamente in una seriazione normale, è molto facile.

Per prima cosa si determina per ciascuna mitosi il σ corrispondente alla variabilità delle dimensioni dei cromosomi nel solito modo ¹⁾. Si determina poi a quale valore corrisponderebbe ciascun termine della seriazione nel caso che questa invece di essere composta solo di 24-25 termini fosse stata invece costituita da 1000, cioè nella terminologia di GALTON a qual grado « per mille » corrisponde ciascuna variante, col metodo da questi indicato nell'articolo citato ²⁾. Si riscontra nella tavola di SHEPPARD quale valore dovrebbe avere la deviazione (espressa in termini di σ) dalla media per quel determinato grado in una seriazione normale, e si ottiene così, moltiplicando la cifra letta per il valore reale di σ già determinato, quale sarebbe stato il valore della deviazione reale dalla

1) In questo caso $\sigma = \sqrt{\frac{\sum x^2}{n}}$ dove x sono le singole deviazioni di ciascun valore dal valore medio ed n il numero delle varianti (cfr. p. es. DAVENPORT '04 p. 15-16).

2) Poichè il primo di n termini di una seriazione sarà compreso fra il grado 0 ed il grado 1 se i gradi sono N e corrisponderà quindi al grado $\frac{1}{N}$, e così di seguito, il termine r -esimo in questa stessa scala corrisponderà quindi al grado $r - \frac{1}{2}$ o invece in una scala millesimale al grado $\frac{1000}{n} (r - \frac{1}{2})$, o, ciò che è lo stesso, $\frac{1000}{n} r - \frac{500}{n}$. Così p. es. il terzo termine di una seriazione di 25 deviazioni corrisponderà al grado millesimale $\frac{1000 \cdot 3 - 500}{25} = \frac{2500}{25} = 100$.

media obbiettiva che si sarebbe dovuto osservare se la seriazione avesse esattamente seguite le leggi del calcolo di probabilità, e si viene a conoscere finalmente così, sottraendo od addizionando il valore della deviazione teorica al valore della media trovata, quale sarebbe stato il valore che avrebbe dovuto avere la lunghezza del cromosoma che occupi quel posto nella seriazione.

I dati numerici da me ottenuti sono contenuti nelle tabelle che seguono, in ciascuna delle quali la colonna dei valori osservati contiene i valori espressi in millimetri di disegno a $\frac{2700}{1}$ della

lunghezza di ciascun cromosoma, ordinati secondo le loro dimensioni crescenti; la colonna dei valori calcolati, i valori (espressi nella stessa unità di misura ed ottenuti col metodo ora esposto) che sarebbero stati prevedibili per il primo, il secondo, il terzo etc. cromosoma della seriazione se le differenze fra di essi fossero state dovute alla semplice fluttuazione; la colonna delle differenze infine, contiene la misura del grado di concordanza del valore osservato col valore calcolato per ciascun termine della seriazione. Tale grado di concordanza poi è espresso in modo anche più evidente dalla trascrizione grafica che accompagna ciascuna tabella, dove le ordinate sono i millimetri di disegno a $\frac{2700}{1}$, ed i cromosomi sono

disposti sull'asse delle ascisse a distanze eguali fra di loro. I singoli punti rappresentano i valori osservati, ed i punti corrispondenti della curva continua teorica di distribuzione, rappresentano i valori teorici prevedibili per semplice fluttuazione.

Mitosi N. 1. (24 cromosomi)

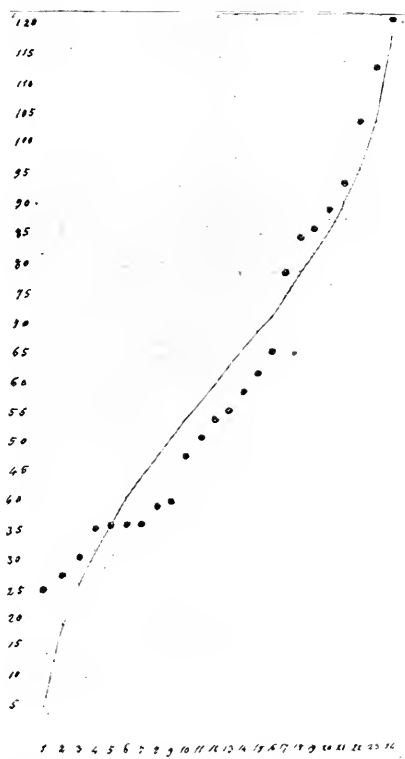
Somma totale 1473.3

Indice di variabilità (σ) ± 27.8

Media aritmetica (M) 61.4

Coefficiente di variazione (C) 45.3

Valori osservati	Valori calcolati	Differenze	Valori osservati	Valori calcolati	Differenze
25.2	5.0	+ 20.2	55.3	62.8	- 7.5
27.5	18.9	+ 8.6	58.3	65.8	- 7.5
31.1	26.7	+ 4.4	62.3	68.6	- 6.3
35.6	32.2	+ 3.4	65.4	71.7	- 6.3
36.6	36.7	- 0.1	78.1	75.0	+ 3.1
36.7	40.8	- 4.1	84.7	78.4	+ 6.3
36.8	44.4	- 7.6	86.5	82.0	+ 4.5
39.0	47.8	- 8.8	89.2	86.1	+ 3.1
40.0	51.1	- 11.1	93.6	90.6	+ 3.0
47.7	54.2	- 6.5	104.3	96.1	+ 8.2
51.4	57.1	- 5.7	112.8	103.9	+ 8.9
54.1	60.0	- 5.9	121.1	117.8	+ 3.3



Mitosi N. 2. (25 cromosomi)

cfr. P. DELLA VALLE '09 lav. I fig. 8)

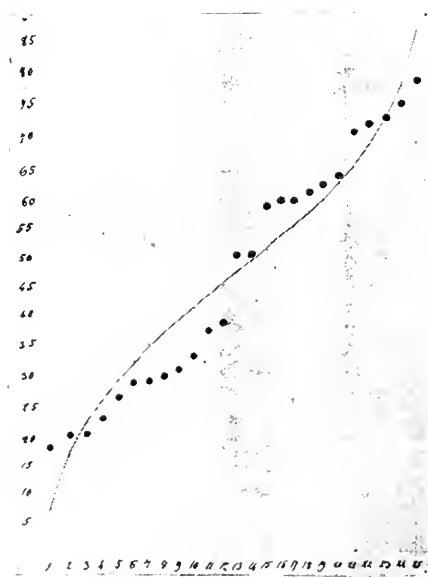
Somma totale 1180.7

Media aritmetica 47.6

Indice di variabilità ± 19.5

Coefficiente di variazione 41.0

Valori osservati	Valori calcolati	Differenze	Valori osservati	Valori calcolati	Differenze
18.5	7.5	+ 11.0	50.7	49.6	+ 1.1
21.0	17.3	+ 3.7	59.4	51.5	+ 7.9
21.4	22.6	- 1.2	60.1	53.7	+ 6.4
23.1	26.5	- 3.4	60.3	55.6	+ 4.7
27.0	29.8	- 2.8	62.1	57.8	+ 4.3
29.3	32.5	- 3.2	62.6	60.1	+ 2.5
29.6	35.1	- 5.5	64.3	62.7	+ 1.6
30.1	37.4	- 7.3	71.1	65.4	+ 5.7
31.8	39.6	- 7.8	72.2	68.7	+ 3.5
33.3	41.5	- 8.2	72.7	72.6	+ 0.1
37.4	43.7	- 6.3	75.1	77.9	- 2.8
38.8	45.6	- 6.8	78.2	87.1	- 8.9
50.6	47.6	+ 3.0			



Mitosi N. 3. (21 cromosomi)

(cfr. P. DELLA VALLE '09 tav. I fig. 1)

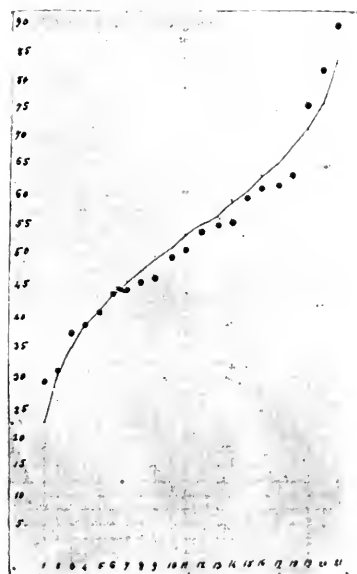
Somma totale 1111.7

Media aritmetica 53.0

Indice di variabilità ± 15.2

Coefficiente di variazione 28.7

Valori osservati	Valori calcolati	Differenze	Valori osservati	Valori calcolati	Differenze
29.9	22.8	+ 7.1	53.5	54.8	- 1.3
31.5	30.6	+ 0.9	54.9	56.7	- 1.8
37.3	35.0	+ 2.3	55.1	58.6	- 3.5
38.2	38.2	0.0	59.8	60.5	- 0.7
41.1	41.0	+ 0.1	61.2	62.7	- 1.5
43.5	43.3	+ 0.2	61.7	65.0	- 3.3
44.0	45.5	- 1.5	62.6	67.8	- 5.2
45.2	47.4	- 2.2	75.3	71.0	+ 4.3
46.0	49.3	- 3.3	82.0	75.4	+ 6.6
49.2	51.2	- 2.0	89.5	83.2	+ 6.3
50.2	53.0	- 2.8			



Mitosi N. 4. (26 cromosomi).

cfr. P. DELLA VALLE '09 tav. I fig. 12

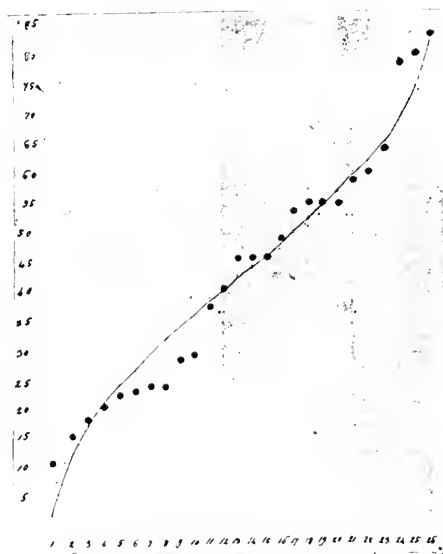
Somma totale 113.4

Media aritmetica 43.6

Indice di variabilità ± 19.9

Coefficiente di variazione 45.7

Valori osservati	Valori calcolati	Differenze		Valori osservati	Valori calcolati	Differenze	
11.6	2.3	+	9.3	46.5	44.6	+	1.9
15.3	12.3	+	3.0	46.6	46.6		0.0
18.5	17.7	+	0.8	49.4	48.4	+	1.0
21.1	21.7	-	0.6	53.8	50.4	+	3.4
22.8	24.9	-	2.1	55.1	52.6	+	2.5
23.8	26.7	-	2.9	55.2	54.8	+	0.4
24.7	30.2	-	5.5	55.2	57.0	-	1.8
24.7	32.4	-	7.7	59.0	60.5	-	1.5
28.4	34.6	-	6.2	60.7	62.3	-	1.6
29.7	36.8	-	7.1	64.4	65.5	-	1.1
37.6	38.8	-	1.2	78.9	69.5	+	9.4
40.9	40.6	+	0.3	80.4	74.9	+	5.5
46.2	42.6	+	3.6	83.5	84.3	-	0.8



Mitosi N. 5. (25 cromosomi)

cfr. P. DELLA VALLE '09 tav. I fig. 9.

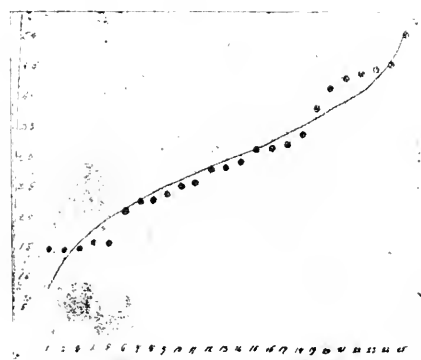
Somma totale 753.3

Media aritmetica 30.1

Indice di variabilità ± 10.7

Coefficiente di variazione 35.5

Valori osservati	Valori calcolati	Differenze	Valori osservati	Valori calcolati	Differenze
15.0	8.1	+ 6.9	29.8	31.1	- 1.3
15.0	13.5	+ 1.5	32.0	32.2	- 0.2
15.5	16.4	- 0.9	32.1	33.1	- 1.3
16.7	18.5	- 1.8	32.8	34.5	- 1.7
16.8	20.4	- 3.6	31.4	35.7	- 4.3
21.9	21.9	0.0	38.5	36.9	+ 1.6
22.8	23.3	- 0.5	42.0	38.3	+ 3.7
23.0	21.5	- 1.5	43.4	39.8	+ 3.6
24.6	25.7	- 1.1	44.5	41.7	+ 2.8
25.7	26.8	- 1.1	45.3	43.8	+ 1.5
26.6	28.0	- 1.4	46.2	46.7	- 0.5
28.2	29.1	- 0.9	51.7	52.1	- 0.4
28.8	30.1	- 1.3			



Mitosi N. 6. (23 cromosomi)

(cfr. P. DELLA VALLE '09 (av. 1 fig. 3))

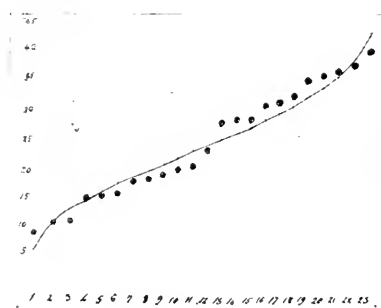
Somma totale 568.5

Media aritmetica 24.3

Indice di variabilità 9.1

Coefficiente di variazione 37.6

Valori osservati	Valori calcolati	Differenze	Valori osservati	Valori calcolati	Differenze
9.3	5.9	+ 3.4	28.0	25.3	+ 2.7
11.2	10.5	+ 0.7	28.4	26.3	+ 2.1
11.8	13.1	- 1.3	28.6	27.3	+ 1.3
15.3	14.9	+ 0.4	31.8	28.4	+ 3.4
15.5	16.4	- 0.9	32.0	29.6	+ 2.4
16.6	17.8	- 1.2	32.5	30.8	+ 1.7
18.2	19.0	- 0.8	35.0	32.2	+ 2.8
19.0	20.2	- 1.2	35.8	33.7	+ 2.1
19.9	21.3	- 1.4	36.5	35.5	+ 1.0
20.7	22.3	- 1.6	37.3	38.1	- 0.8
21.1	23.3	- 1.9	39.0	42.7	- 3.7
23.8	24.3	- 0.5			



Mitosi N. 7. (22 cromosomi)

cfr. P. DELLA VALLE '09 tav. I fig. 2)

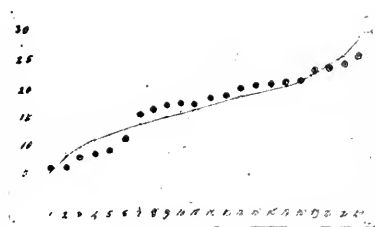
Somma totale 370.3

Media aritmetica 16.8

Indice di variabilità ± 5.9

Coefficiente di variazione 34.9

Valori osservati	Valori calcolati	Differenze	Valori osservati	Valori calcolati	Differenze
6.7	5.1	+ 1.6	18.6	17.2	+ 1.4
6.9	8.1	- 1.2	19.2	17.8	+ 1.4
7.6	9.7	- 2.1	20.3	18.5	+ 1.8
8.2	10.9	- 2.7	20.6	19.2	+ 1.4
9.2	11.9	- 2.7	20.9	20.0	+ 0.9
11.5	12.9	- 1.4	21.2	20.7	+ 0.5
15.9	13.6	+ 2.3	21.7	21.7	0.0
16.7	14.4	+ 2.3	22.9	22.7	+ 0.2
17.2	15.1	+ 2.1	23.1	23.9	- 0.8
17.4	15.8	+ 1.6	24.4	25.5	- 1.1
17.4	16.4	+ 1.0	25.9	28.5	- 2.6



I risultati ottenuti con questo studio sono assolutamente decisivi.

Data la fortissima variabilità delle dimensioni di questi elementi che non trova che scarsi confronti nel regno organico ¹⁾ ma frequenti invece nei fenomeni fisici, l'enorme inevitabile scarsità di varianti per ciascuna seriazione, le difficoltà tecniche di osservazione e misurazione di elementi così piccoli, specialmente per gli errori inevitabili dovuti alle differenze di prospettiva, non

¹⁾ Coefficienti di variabilità (cfr. DAVENPORT '04 p. 16) paragonabili a questi osservati per le dimensioni dei cromosomi (nelle mie determinazioni 45,7-28,7), sono soltanto quelli di alcuni caratteri di *Lanius* (cfr. STONG '01) che raggiungono 39,58 e 29,02 e di *Eupagurus* (cfr. SCHUSTER '03) che raggiungono 28,5 e poche altre (cfr. DAVENPORT '04 p. 62-71).

era sperabile ottenere un accordo migliore fra i dati dell'osservazione ed i valori teorici ¹⁾.

È inutile quindi fermarsi con MEVES ('11) sui salti fra le dimensioni successive dei cromosomi delle diverse mitosi cui abbiamo precedentemente accennato, che esistono certamente, ma che non hanno nulla di costante, e non autorizzano quindi nessuna interpretazione che volesse vedere in essi segni di differenze fra i diversi cromosomi ²⁾. Questi salti più o meno forti e questi aggruppamenti casuali e irregolari di alcune varianti, sono un fenomeno che costantemente si osserva quando il numero di questo è piccolo, e progressivamente spariscono quando si può tener conto di un numero progressivamente maggiore di queste ³⁾. Nel presente caso in cui noi in nessun modo possiamo aumentare il numero delle varianti, non abbiamo quindi punto il diritto di parlare nemmeno dell'esistenza di curve di variabilità di- o polimorfiche ⁴⁾ giacchè gl'intervalli constatabili certamente sparirebbero se potessimo disporre di un numero sufficiente di varianti di natura omogenea ⁵⁾.

¹⁾ Un'altra causa di errori potrebbe essere quella dovuta ad eterocronia della formazione dei singoli cromosomi, che si potrebbe esplicitare anche come accorciamento più o meno progredito dei diversi elementi cromatici. Questo fatto, di cui esistono prove specialmente in alcune divisioni nucleari di Protozoi (cfr. HAECKER '07 p. 41 e PRANDTL '06 p. 231), deve essere ricordato specialmente in alcuni casi in cui le dimensioni dei cromosomi variano in modo continuo da una estremità all'altra di una piastra equatoriale. Anche lo spessore però dovrebbe essere diverso e propriamente maggiore per gli elementi più accorciati.

²⁾ Cfr. p. es. le osservazioni di BOVERI alla comunicazione di HEIDENHAHN '07¹, con le quali profetava la scoperta di regolarità anche per le differenze fra i cromosomi degli Anfibi che anch'egli aveva constatate!

³⁾ Cfr. BENINI '05 p. 44-46 e DAVENPORT '04 p. 73 ed ivi anche la bibliografia di quelli che hanno appunto fatto osservare ciò a proposito delle curve polimorfiche analizzate da LUDWIG.

⁴⁾ Questa apparente polimorfia comparirebbe in modo anche più evidente se invece di una curva di distribuzione avessimo tentato di dare una curva di frequenza, ponendo i cromosomi sull'asse delle ascisse a distanze proporzionali alle loro differenze successive di dimensione ed innalzando fra due termini successivi dei rettangoli di altezza inversamente proporzionale alla base e quindi di aree eguali, corrispondentemente alle eguali frequenze alle quali corrisponderebbero gli intervalli base (cfr. BENINI '05 p. 141-2).

⁵⁾ Non sarebbe punto giustificato e non darebbe quindi risultati attendibili fondere assieme le determinazioni di mitosi anche di stadio identico e tanto meno quelle appartenenti a stadii diversi, nemmeno se preceduti da una qualunque manipolazione dei dati di osservazione per cercare di renderli omogenei. Come stanno le cose, l'esistenza di gruppi è anche evidentemente provata assurda

Prima di analizzare questi risultati obbiettivi dal punto di vista fisico, farò notare che anche la maggior parte di quegli stessi casi che sono di solito riportati come esempi tipici dell'esistenza di coppie di cromosomi di grandezza diversa sono invece anche essi prova di semplice variabilità fluttuante ¹⁾. Per convincersene basta confrontare p. es. la famosa seriazione di WILSON, delle coppie di cromosomi degli spermatogonii di *Anasa* ('06 p. 11 fig. 2, *f, h*) con la figura di seriazione di foglie di lunghezza diversa riportata da DE VRIES ('06 p. 445 fig. 50).

Il comportamento si riconosce a colpo d'occhio identico, solo che in un caso esso è interpretato come prova di differenze reali costanti e nell'altro come esempio tipico di variabilità fluttuante. Anche meglio ciò si riconosce, se trattiamo anche questo caso in modo identico a quello che abbiamo adoperato per le mitosi di *Salamandra*, servendoci proprio delle figure date da WILSON.

In questo caso, trattandosi di cromosomi corti e tozzi è naturale che non si può tenere conto soltanto della lunghezza, ma che molto più esatto sarà tener conto delle differenze di volume. Si può, come prima approssimazione, sufficiente però per il nostro scopo, considerare come volume di ciascun cromosoma, quello che si ottiene moltiplicando la lunghezza per il quadrato della larghezza; in tal modo se si eccede apparentemente perchè la forma è invece probabilmente quella di un ellissoide a tre assi, viceversa vi sono maggiori probabilità di avvicinarsi al volume reale tenendo così anche conto della contrazione dovuta ai reagenti.

Le 21 figure di WILSON mi hanno dato le seguenti misure in millimetri di disegno ²⁾:

dalla differenza non molto grande esistente fra gl'intervalli che separerebbero i singoli gruppi e gl'intervalli massimi fra elementi successivi di ciascun gruppo oltre che dalla variabilità del numero e dell'estensione dei gruppi nelle diverse mitosi.

1) Nel caso dei quattro cromosomi dei blastomeri di *Ascaris megalocephala*, *bivalens*, MONTGOMERY ('08 p. 72) crede di poter escludere che si tratti di variabilità fluttuante, perchè di quelli due sono costantemente maggiori della media e due minori, mentre secondo lui ciò dovrebbe verificarsi casualmente solo nella metà dei casi. Ne è proprio persuaso MONTGOMERY? O non fosse invece quello il comportamento costante prevedibile?

2) Una trasformazione in μ è inutile. L'indicazione dei cromosomi è fatta dando un numero progressivo ai singoli cromosomi della figura di WILSON, procedendo da sinistra a destra: *s* significa cromosoma della serie superiore, *i* della inferiore, *m* ed *h* sono indicazioni di WILSON. La seriazione è fatta in base ai

Mitosi di spermatogonii di *Aneides*

(cfr. WILSON '06 p. 11 fig. 2 f.)

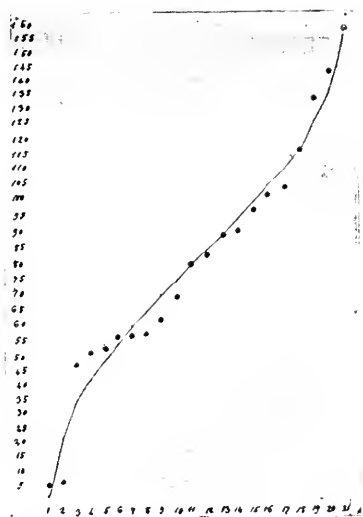
Indicazione	Lunghezza	Larghezza	Volume
s m	1.7	1.7	5
i m	2.0	1.8	6
s 10	5.0	3.1	48
i 7	5.8	3.0	52
i 8	5.5	3.1	53
i 9	5.5	3.2	56
i 6	5.6	3.2	56
s 9	5.6	3.2	57
s 8	6.1	3.2	62
s 7	6.0	3.4	69
s 6	6.5	3.5	80
s 4	6.8	3.5	83
s 5	6.5	3.7	89
i 5	6.2	3.8	90
i 3	7.5	3.6	97
i 4	6.0	4.1	101
i 2	6.5	4.0	101
s 3	6.7	4.2	118
i 1	9.8	3.7	134
s 2	10.0	3.8	144
h	11.0	3.8	159

La media aritmetica dei volumi è quindi 79.2; $\sigma = 39.05$ e il coefficiente di variazione è 48,9 cioè proprio dello stesso ordine di grandezza di quelli da me trovati nella *Salamandra* e solo di poco più alto.

Anche qui la concordanza tra i valori obbiettivi dedotti dalle figure di Wilson e quelli prevedibili nel caso che si tratti di variabilità fluttuante ottenuti col metodo precedentemente esposto, è molto soddisfacente, come specialmente si vede dalla trascrizione grafica ottenuta coi metodi precedentemente esposti. Abbiamo infatti:

volumi (in mm di disegno cubici) ottenuti dalle misurazioni fatte con un ottimo doppio decimetro diviso al $\frac{1}{2}$ mm e con la lente, in modo da potere apprezzare il decimo di millimetro.

Valori osservati	Valori calcolati	Differenze	Valori osservati	Valori calcolati	Differenze
5	1.9	+ 3.1	83	83.9	- 0.9
6	21.8	- 15.8	89	88.6	+ 0.4
48	33.1	+ 14.9	90	93.6	- 3.6
52	41.3	+ 10.7	97	98.7	- 1.7
53	48.4	+ 4.6	101	104.2	- 3.2
56	54.2	+ 1.8	104	110.0	- 6.0
56	59.7	- 3.7	118	117.1	+ 0.9
57	64.8	- 7.8	134	125.3	+ 9.7
62	69.8	- 7.8	144	136.6	+ 7.4
69	74.5	- 5.5	159	153.5	+ 5.5
80	79.2	+ 0.8			



Ciò però non esclude che, forse molto raramente, in qualche mitosi vi sia qualche cromosoma che realmente si allontani dalle dimensioni prevedibili per il calcolo delle probabilità in più od in meno¹⁾, ma anche questi casi, come vedremo in parte subito od

¹⁾ Per i casi di dimensioni eccezionalmente grandi si possono citare le osservazioni di WILSON ('06 fig. 1) sugli spermatogoni di *Protenor* (cfr. Fig. 45), di GUTHERZ ('07 p. 502) sugli spermatogoni di *Gryllus*, di LEGER e DUBOSC ('03 fig. 7) sulle moltiplicazioni di *Pterocephalus mobilis*, e qualche altra; per quelli di dimensioni eccezionalmente piccoli alcuni dei microcromosomi della spermatogenesi di alcuni Emitteri: non certo però l'enorme massa di differenze costanti di cui tanti hanno creduto di arricchire la citologia.

in parte nel secondo paragrafo del sesto capitolo ¹⁾, non alterano il presente ordine di idee.

Differenze di dimensioni per altre strutture citologiche.

Queste differenze di grandezza non sono punto un fatto caratteristico dei cromosomi fra le formazioni endocellulari, ma solo uno dei tanti casi, così come abbiamo anche visto per la relativa costanza del numero. Per le formazioni endonucleari ricorderò le differenze irregolari di grandezza fra quei filamenti, che con ogni probabilità non sono cromosomi, che VAN GENUCHTEN (89 p. 183) ha osservato nel nucleo di una glandola annessa al tubo digerente delle larve di *Ptychoptera contaminata* ed in generale dei nucleoli e, per le formazioni extranucleari, le differenze di grandezza p. es. fra i diversi condriomiti od anche fra i diversi granuli di vitello di un uovo o fra gli altri cristalloidi che si possono trovare nella cellula (cfr. ZIMMERMANN '93¹ p. 215 fig. 2, '96 p. 44 fig. 17; WAKER '91 p. 3, etc).

Le oscillazioni delle dimensioni delle particelle di una fase dispersa

La spiegazione fisica di questo fenomeno è molto semplice ²⁾. Nelle pagine che precedono (cfr. p. 65-66) abbiamo visto come in generale nei sistemi difasici le dimensioni delle particelle della fase dispersa sono determinate per determinate condizioni del sistema, poichè nè particelle di dimensioni maggiori nè particelle di dimensioni minori possono rimanere in equilibrio con la fase esterna. Già da questo però si comprende che obbiettivamente in un determinato momento non è che si dovranno osservare particelle tutte di grandezza assolutamente identica, essendo perfettamente possibile che per cause esterne ed interne al sistema alcune vengano a sorpassare in più o in meno tale grandezza critica, salvo in seguito a tendere a ritornarvi ³⁾. Tale tendenza potrà però essere più o meno notevolmente ostacolata dai caratteri della fase dispersa o da altre cause e quindi possono conservarsi anche per un tempo relativamente lungo tali differenze di grandezza, che possono anche raggiungere valori elevati.

¹⁾ Cfr. ivi anche per il significato delle osservazioni fatte sulle fecondazioni ibride *Flondubus* \times *Mornilia* come pure per le dimostrazioni indirette di BOVERI di differenze fra i cromosomi indipendenti da differenze di grandezza.

²⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '10 p. 266.

³⁾ Cfr. anche WOLF, OSTWALD '10 p. 287.

Questa notevole variabilità obbiettiva delle dimensioni delle singole particelle si osserva in tutti i casi in cui abbiamo a che fare con la fase dispersa di un sistema difasico.

Nel caso della cristallizzazione la variabilità di grandezza dei singoli cristalli spesso raggiunge limiti molto ampi, ma, l'esistenza di una media intorno alla quale oscillano gli altri valori che si possono considerare come deviazioni da quella, è dimostrata specialmente dalla possibilità obbiettiva di parlare a proposito della tessitura di una roccia ignea o della natura di un precipitato di massa macro-, micro-, o criptocristallina, termini che non significano altro che l'esistenza di una grandezza media dei cristalli che si osservano, intorno alla quale oscillano anche tutti gli altri valori che sono tanto meno frequenti quanto più si allontanano da quella ¹⁾.

Data l'origine quasi simultanea di quasi tutti i nuclei di cristallizzazione definitivi (v. p. 74-5), le differenze di grandezza dei singoli cristalli che si otterranno, saranno dovute alle differenze individuali nelle quali si sono trovati i diversi nuclei durante il loro accrescimento (cfr. anche TAMMANN '03 p. 131-148).

Nel caso delle emulsioni dove, come è notissimo, parimenti si osservano fenomeni analoghi, le differenze invece dipendono dalle fortuite occasioni che le diverse goccioline preesistenti avranno avuto di fondersi durante il processo di smescolamento ²⁾. Anche per i colloidi valgono gli stessi fatti (cfr. WOLF. OSTWALD '10 p. 320, ed è cosa ormai sicura (cfr. WOLF. OSTWALD '10 p. 91, 152, 222, 292) che in un sistema colloidale le particelle non sono per nulla tutte della stessa grandezza, ma variano anzi dentro limiti relativamente molto ampi. Naturalmente ciò vale anche per la grandezza dei granuli di precipitati che si possono ottenere da tali sistemi colloidali cfr. p. es. Fig. 2).

Intervalli nella serie delle dimensioni delle particelle.

Come si vede dunque anche la variabilità relativamente molto ampia delle dimensioni delle particelle di una fase dispersa è un fenomeno generale. Ma vi è anche qualche cosa che può avere importanza per quei casi nei quali realmente esistesse una note-

¹⁾ Cfr. spec. RETGERS '92 p. 278-292; '95 p. 195-7.

²⁾ Cfr. ciò che abbiamo detto a proposito della proporzionalità del numero delle torsioni profasiche alla lunghezza dei singoli cromosomi.

vole differenza di grandezza fra alcuni cromosomi e gli altri. BECHTOLD ('07), centrifugando fortemente e a lungo una soluzione di collargolo, ottenne una stratificazione in tre zone, ciò che significa che nella soluzione dovevano essere particelle colloidali di tre grandezze diverse; MICHAELIS ('05 p. 199) osservando all'ultramicroscopio le soluzioni colloidali di alcuni colori trovò che la loro dispersità deve essere considerata « composta », ed analoga conseguenza può essere tratta dai risultati delle esperienze di ultrafiltrazione. Ciò può essere dovuto in parte in alcuni casi anche alla diversa rapidità con la quale procede il fenomeno ed in tali casi si giungono ad avere, anche abbastanza stabilmente, parti di grandezze molto diverse e separate fra di loro anche da un intervallo molto notevole. Ora chi—guardando una roccia porfirica, dove i grandi cristalli che si andavano formando nel magma che lentamente si raffreddava, sono circondati dai piccolissimi e numerosissimi cristalli della massa fondamentale formatisi nel rapido raffreddamento esterno ¹⁾, oppure vedendo le figure dei precipitati di albuminoidi ottenuti da FISCHER ('99 p. 38 e ss. e tav. 1 fig. 11 e ss.) con aggiunta ad essi prima di soluzione diluita di liquido precipitante e poi di soluzione concentrata, nelle quali si vedono pochi granuli giganteschi in mezzo a numerosi granuli molto più piccoli—non pensa subito alle differenze di grandezza del tipo di quelle del cromosoma x di *Protenor*?

Riassumendo, possiamo affermare con sicurezza che il riconoscimento dei singoli cromosomi di diverse mitosi in base alle loro diverse grandezze è cosa altrettanto seria quanto il riconoscimento dei singoli cristalli di diversa grandezza in cristallizzazioni successive alle quali fossero intercalate soluzioni complete di quelli o delle singole gocce di un'emulsione in smescolamenti successivi intercalati a soluzioni perfette. Tale identità di fenomeni ²⁾ è provata anche dall'altissimo coefficiente di variazione delle dimensioni dei cromosomi, che trova riscontro molto più nell'ampia variabilità delle dimensioni delle goccioline delle emulsioni, dei cristalli che si formano in determinate condizioni, dei granuli delle soluzioni colloidali che nella variabilità delle dimensioni degli organismi che in generale si dimostrano straordinariamente più costanti.

¹⁾ (Cfr. DOELTER '05 p. 111.

²⁾ È da ricordare che BERTHOLD ('86 p. 128) che credeva ad uno spirema profascio, trovava in generale probabile che le forze che ne provocherebbero lo spezzettamento, producessero frammenti di numero e grandezza varii nei diversi casi ma sensibilmente costante per condizioni determinate.

3. Il rapporto nucleo-cromosomico ed i fenomeni di assorbimento.

Il rapporto nucleo-cromosomico.

Abbiamo detto ('09 p. 143-153, '10 p. 266, '11² p. 120 e 148-151 e p. 116 di questo lavoro), che il numero dei cromosomi di una mitosi è il quoziente fra la quantità di cromatina disponibile e la grandezza media dei cromosomi.

Naturalmente, a prima vista, questa affermazione sembra in stridente contraddizione con il fatto, facilmente constatabile nelle diverse cellule di un organismo complesso adulto e nei diversi momenti del suo sviluppo ¹⁾, che nuclei di dimensioni assolute molto diversi danno origine ad un numero sensibilmente identico di cromosomi. Questa è stata quindi la principale obbiezione, rivolta indipendentemente da BUCHNER ²⁾, da NEMEC ('10 p. 377-8 e 403-6) e da ENRIQUES ('11 p. 105) all'ordine di idee da me proposto, ed è anche perciò necessario analizzare attentamente questo fenomeno che, come vedremo, ci dà interessanti notizie sulla probabile struttura reale dei cromosomi.

È facile però vedere che il principio sopra enunciato non subisce per questo fatto nessuna limitazione nè ha bisogno di ipotesi sussidiarie. L'obiezione mossa avrebbe valore maggiore, se da nuclei di grandi o di piccole dimensioni si originasse non solo un egual numero di cromosomi, ma anche se questi fossero di dimensioni identiche. Che io sappia però solo il NEMEC ('10 p. 404) ha creduto di poter fare una affermazione simile, corredandola anche di tre figure che però riproducono solo cromosomi di dimensioni sensibilmente eguali di tre mitosi, ma non i nuclei dai quali si sono formati. Però, dato che le sue osservazioni siano esatte, esse rappresenterebbero un caso eccezionale, giacchè, nel massimo numero dei casi in cui tutto il nucleo prende parte alla formazione dei cromosomi ³⁾, non è necessaria molta fatica per convincersi che, a parità

¹⁾ Cfr. spec. ERDMANN '08.

²⁾ Nella recensione del mio lavoro del 1909 pubblicata nell'*Archiv für Zellforschung* 3. Bd. pag. 672-3.

³⁾ Cioè non nel caso della massima parte delle mitosi di maturazione delle cellule genetiche femminili

di numero, cromosomi grandi si formano da nuclei grandi e cromosomi piccoli da nuclei piccoli. Ciò vale per nuclei di specie diverse (v. anche NEMEC '10 p. 66), per i nuclei di grandezza diversa di varietà gigantesche (cfr. GREGORY '09), per le cellule diverse di uno stesso organismo e vale anche per le cellule di stadi successivi dello sviluppo di un organismo ¹⁾, dove appunto ERDMANN ('08) ha studiato quantitativamente il fenomeno.

Il risultato principale di queste determinazioni è quello che durante la segmentazione progressivamente si riduce il volume nucleare non solo, ma anche quello dei cromosomi. L'andamento di tale diminuzione è comune ad ambedue i fenomeni, cioè, come sempre nello sviluppo, prima molto rapido e poi sempre più lento, ma non è identico nei due casi, essendo tale diminuzione maggiore nei primi momenti per il volume nucleare che per il volume cromosomico, ciò che significa che il rapporto nucleo-cromosomico negli stadi più avanzati è minore di quanto non lo fosse nei primi momenti. Ciò si può esprimere anche dicendo che dai grandi nuclei dei primi momenti dello sviluppo si formano cromosomi di grandezza metafasica assolutamente maggiore, ma relativamente minore di quelli che si formano dai piccoli nuclei degli stadi più avanzati.

Consideriamo per prima cosa il fenomeno più evidente ed importante, cioè che le dimensioni assolute dei cromosomi sono correlative alle dimensioni assolute dei nuclei, per poi esaminare i caratteri di tale proporzionalità.

Fenomeni simili per altre strutture citologiche.

Questo rapporto è simile ad altri già trovati nello studio della cellula: quali sono quelli della proporzionalità fra il volume nucleare ed il volume nucleolare, osservata da FLEMMING ('82 p. 150) e confermata da CONKLIN ('12 p. 51-53 e 55-56); fra le dimensioni delle sfere centrosomiche (M. BOVERI '03 p. 420) o del fuso acromatico (CONKLIN '12 p. 46-7) e la quantità del protoplasma nel quale si trovano, fra le dimensioni medie delle placchette vitelline ed il volume dell'uovo (VALENCIENNES e FRÉMY '54 p. 481) e forse cercando se ne troverebbero ancora ²⁾.

¹⁾ Cfr. anche CONKLIN '12 p. 48-51, fig. 9 e 10. Oltre che più piccoli i cromosomi di tessuti più adulti offrono anche una maggiore resistenza al rigonfiamento con l'acqua calda (cfr. NEMEC '10 p. 311-2).

²⁾ Appartengono a questo stesso ordine di fenomeni le differenze di dimen-

Come è noto però il meglio studiato di tutti questi fenomeni è quello del rapporto fra le dimensioni del nucleo e quelle del citoplasma, che è anche il fenomeno che maggiormente ci interessa.

Abbiamo avuto occasione, parte in un lavoro precedente ('11¹ p. 18-19) e parte qui a proposito dei fenomeni dell'aumento profasico delle dimensioni nucleari (cfr. p. 55), di mostrare che il rapporto nucleo-citoplasmatico può essere considerato come identico al rapporto tra i volumi delle due fasi formate da una determinata quantità di un sistema composto da due liquidi parzialmente miscibili. Conseguenza necessaria di questo ordine di idee è che in condizioni diverse del sistema (p. es. temperature diverse ¹), varia proporzione dei componenti del sistema ²), cambiamenti della natura anche solo di uno di essi ³)) diverso dovrà essere il volume assoluto della fase nucleare che a noi qui interessa, anche se non è punto variata nel sistema la quantità assoluta del componente prevalente nella fase considerata.

Abbiamo dimostrato d'altra parte che il sistema cellulare deve essere considerato almeno come quaternario (cfr. p. 81); e quindi anche i rapporti fra la fase cromosoma e quella nucleoplasma alla profase debbono essere analoghi a quelli esaminati precedentemente per il caso nucleo-citoplasma.

sione di determinate formazioni endocellulari che sono in rapporto non con differenze di volume dell'ambiente in cui si trovano, ma con differenza della natura di questo. Ricorderò specialmente come fenomeno molto simile alle diminuzioni delle dimensioni dei cromosomi durante lo sviluppo, che anche i condriosomi sono sempre più corti e più tozzi nelle cellule embrionali col progredire dello sviluppo (cfr. MEVES '08² p. 834).

¹) Cfr. gli studii di MARCUS '06, POPOFF '08 p. 304-5, ERDMANN '08 p. 99. etc.

²) Cfr. p. es. il fatto che di due nuclei che si riformano in quantità diverse di citoplasma, raggiunge dimensioni maggiori quello che si trova nella maggiore quantità di citoplasma (cfr. NEMEC '10 p. 402 e specialmente CONKLIN '12 p. 50 e 77-8).

³) P. es. in tutti i casi di differenziazione istologica. Cfr. anche MONTGOMERY '10 p. 126 che interpreta le differenze di dimensioni fra gli spermatozoi di *Euschiistus* come dovute solo a diversa proporzione di « cariolinfa ».

I fenomeni di assorbimento.

Ora è noto (v. anche p. 66) che nei fenomeni di smescolamento la fase dispersa compare uniformemente per tutta la massa preesistente ed ha inizialmente una composizione pochissimo differente dall'esterna ed anche in seguito tale composizione è sempre funzione della percentuale relativa dei componenti del sistema. Non solo quindi non c'è nulla di strano, ma è anzi necessaria conseguenza di questo ordine di idee, il fatto che da nuclei di dimensioni diverse ma contenenti eguale quantità di cromatina si formino cromosomi di dimensioni iniziali tanto maggiori quanto maggiori erano le dimensioni nucleari, cioè quanto più *diluata* era in essi la cromatina ¹⁾.

Non solo, ma anche, poichè, come abbiamo detto a p. 100 per la grande viscosità della fase dispersa, col proseguire dello smescolamento le particelle che vengono a contatto non si fondono completamente fra di loro, ma formano filamenti e poi reti ed infine uno stroma a maglie irregolari, si mantiene di solito ²⁾, anche allorchè lo smescolamento è ancora molto progredito, un volume apparente della fase così formata, molto maggiore di quello che realmente le competerebbe, e funzione solo della concentrazione del sistema a causa di una occlusione spesso notevolissima di quello che inizialmente era il mezzo di dispersione delle particelle ancora isolate all'inizio dello smescolamento ³⁾.

Questi fenomeni anche tra le sostanze cristallizzate si trovano verificati sotto forma solo apparentemente diversa ⁴⁾.

¹⁾ Una splendida conferma di questa interpretazione del rapporto fra volume nucleare e grandezza dei cromosomi, da me chiaramente esposta nella nota preliminare del presente lavoro (P. DELLA VALLE '10 p. 266), è data dalla osservazione di CONKLIN ('12 p. 51) che in *Crepidula* i cromosomi dello spermatide sono molto più piccoli di quelli dell'ootide, ma alla prima mitosi di segmentazione, trovandosi la cromatina dei due pronuclei nello stesso mezzo, si formano cromosomi di grandezza uniforme.

²⁾ Per la possibilità di ottenere invece uno smescolamento in due strati soltanto cfr. SPIRO '04.

³⁾ Come è noto questa è la teoria dei fenomeni di gelificazione dovuta specialmente a BÜTSCHLI, VAN BEMMELEN, HARDY.

⁴⁾ Interessante, ma forse lontana dal nostro caso, è l'osservazione di TAMMANN (cfr. DOELTER '05 p. 110) che nei vasi piccoli si formano cristalli più piccoli che in quelli grandi; e l'analoga constatazione, sulla quale insiste RETGERS ('92 p. 285-6), delle maggiori dimensioni che raggiungono i cristalli che si formano da quantità di liquido maggiore.

Infatti è noto che in generale i cristalli che si formano da una soluzione non sono mai completamente puri, cioè contengono sempre inclusa una quantità maggiore o minore della soluzione madre nelle maglie della loro struttura non assolutamente continua ¹⁾, fatto questo che nei cristalli fluenti si manifesta anche come maggiore scorrevolezza loro quando si originano da una soluzione più diluita ²⁾, ed ha anche una grande importanza nello studio dei fenomeni della colorazione dei cristalli ³⁾.

Strettamente connessi a questi sono anche i fenomeni presentati dai così detti cristalli misti anomali ⁴⁾, dove si osserva che nella cristallizzazione di un miscuglio, i cristalli di uno dei componenti contengono nella loro massa in modo puramente meccanico l'altro componente. Questi cristalli formano il naturale passaggio all'inclusione di corpi inerti che si trovino nella soluzione madre ⁵⁾, fenomeno che può giungere fino al punto che la sostanza che cristallizza non costituisce che una piccola percentuale del volume totale del cristallo (p. es. nel così detto grès cristallizzato. Questo fenomeno come si comprende si può anche esprimere dicendo che il volume totale dei cristalli che si formano è funzione anche della concentrazione della sostanza nel mezzo nel quale era sciolto (solvente + granuli inerti).

I cristalli colloidali.

Naturalmente conseguenza necessaria di ciò è che la struttura dei cristalli possa essere analoga a quella dei gel, solo con l'aggiunta di un orientamento molecolare comune ⁶⁾. Questa opinione

1) Cfr. p. es. NERNST '09 p. 173-5, DOELTER '05 p. 190 e spec. RETGERS '92 e RICHARDS '03.

2) Cfr. LEHMANN '07 p. 57.

3) Fra i molti lavori che si occupano di questi fenomeni cfr. p. es. MARC e WENK '09.

4) Cfr. p. es. DOELTER '05 p. 81-83.

5) Cfr. spec. LEHMANN '88 p. 342, nonché TAMMANN '03 p. 153-5 che ha dimostrato che l'aggiunta di polveri inerti non modifica di solito in modo sensibile il numero dei nuclei di cristallizzazione che spontaneamente si formano in condizioni determinate. Per vedere i possibili effetti di inclusioni sul volume totale di un cristallo cfr. p. es. CARPENTER '01 fig. 808. Sono da ricordare anche a questo proposito gli studi di LIESEGANG ('10) per le inclusioni di gelatina nei cristalli.

6) Si deve notare però che col progredire di questo fenomeno si attenuano i caratteri cristallini: cfr. anche cap. III, § 7.

appunto è quella che per merito di BÜTSCHLI ('98 p. 382), di QUINCKE ('02² p. 34-40) e specialmente di ZAMBONINI ('05 pag. 373 e '07 spec. p. 88-96 e 111-112) è stata dimostrata fuori ogni possibilità di dubbio per i cristalli di zeoliti che hanno l'importantissima proprietà di avere come i gel una percentuale di acqua che è funzione continua della tensione di vapore dell'ambiente. Questa struttura è probabile anche per i cristalli di altre sostanze inorganiche (cfr. DOELTER '05 p. 168-180).

Ma l'importanza di questi fenomeni è per noi immensamente accresciuta quando si consideri che questo stesso ordine di idee deve valere per quelle fra le forme delle sostanze non organizzate che hanno più stretti rapporti col nostro argomento, cioè per il comportamento dei cristalli di albuminoidi. REICHERT ('49) infatti ha trovato l'interessantissimo fenomeno che questi cristalli hanno la capacità di rigonfiarsi, come i gel e, nei molti lavori che si sono occupati di questo fenomeno ¹⁾, esso suole essere interpretato o come effetto di una struttura simile a quella dei gel o come effetto di soluzione solida di acqua nel cristallo ²⁾.

Dunque non solo è conforme al presente ordine di idee la proporzionalità fra volume nucleare e volume cromosomico, ma si può anzi dire che sarebbe stata prevedibile ³⁾.

Il significato della diminuzione del rapporto nucleo-citoplasmatico.

Ma questa proporzionalità, secondo le determinazioni di ERDMANN, è lungi dall'essere perfetta. Senza voler considerare le variazioni più minute che potrebbero essere facilmente influenzate dagli errori di osservazioni inevitabili nella determinazione di valori così piccoli, è evidente, come ho già accennato, che col crescere delle dimensioni nucleari il volume dei cromosomi metafasici cresce solo molto più lentamente ⁴⁾. Ciò si può esprimere anche dicendo che il rapporto fra i volumi dei cromosomi che si formano da nuclei

¹⁾ Per numerose indicazioni bibliografiche cfr. SCHIMPER '81 p. 148-154; REICHERT e BROWN '09 p. 76-7.

²⁾ Cfr. p. es. KATZ '10.

³⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '10 p. 266. ENRIQUES ('11 p. 105) dopo avere esposta questa mia interpretazione quasi fosse solo una sopposizione artificiosa, la ripresenta poi poco dopo (p. 107) come idea sua.

⁴⁾ Cfr. spec. la tabella di ERDMANN '08 p. 107. È però sempre da notare che si tratta di misure fatte su cromosomi metafasici. Cfr. anche CONKLIN '12 p. 49.

diversi è molto più piccolo che quello fra i volumi dei nuclei che danno loro origine.

Accettando l'ordine di idee sopra esposto dell'analogia delle variazioni del volume dei cromosomi con quelle dei cristalli con una diversa proporzione di inclusioni, l'enunciazione precedente si può trasformare nell'altra che i cromosomi hanno una più costante percentuale di cromatina di quanto non l'abbiano i nuclei. Chi non vede l'assoluta identità di ciò con il fatto che, per quanto non assolutamente omogenei, i cristalli tendono però sempre ad esserlo?

4. Lo stato di aggregazione dei cromosomi

Le variazioni di forma e lo stato di aggregazione.

I cromosomi debbono avere in vita una viscosità prossima a quella di una soluzione di gelatina ancora appena scorrevole. Ciò risulta specialmente, come hanno fatto osservare p. es. GURWITSCH ('04 p. 240) e TELLYESNICZKY ('07² p. 15), dalla considerazione che i cromosomi dalla pro- alla metafase cambiano notevolmente di forma e diminuiscono di lunghezza. Ora, come ha fatto giustamente notare in generale VERWORN ('03 p. 250), il passaggio di una determinata massa da uno sviluppo di superficie maggiore ad uno minore necessita uno spostamento mutuo delle parti interne e presuppone quindi uno stato fluido della sostanza capace di eseguirlo ¹⁾.

Azioni della tensione superficiale sui cromosomi.

BONNEVIE ('09 p. 210, 211, 230, 238, 246) ha giustamente insistito sulla notevole fluidità che debbono avere specialmente i cromosomi delle mitosi di maturazione, deducendo ciò oltre che dalla grande mutabilità della loro forma, anche dai caratteri delle estremità dei cromosomi a forma di gocce.

Io ho anche mostrato ('11² p. 161 e 167) che le apparenze che si osservano allorchè i cromosomi all'anafase restano ancora riuniti fra di loro più o meno completamente con le estremità, sono proprio quelle che sarebbero state prevedibili per una sostanza semiliquida, segnalando specialmente la frequente realizzazione di quella forma che assume una massa semiliquida che venga stirata in due dire-

¹⁾ Cfr. anche PFEFFER '97, 1, p. 38 e NEMEC '10 p. 265.

zioni opposte, che in fisica è nota sotto il nome di Unduloide ¹⁾ ed in citologia è invece interpretata come filamento formato da granuli seriali.

La natura fluida dei cromosomi è poi dimostrata evidentemente anche dal fatto che vi sono tutte le probabilità per credere che anche per essi si verifichino i fenomeni che la tensione superficiale provoca nei liquidi, benchè naturalmente sia molto più difficile la dimostrazione di tale identità di comportamento per questi corpi tanto più piccoli e tanto meno aggredibili anzichè per il protoplasma per il quale RHUMBLER ('02) ha appunto così dimostrata la natura fluida.

Fenomeni di espansione indefinita dei cromosomi su di una superficie di separazione fra due fasi, che io sappia non sono stati mai osservati con sicurezza, benchè non siano improbabili specialmente considerando una interessante osservazione di BUSCALIONI ('98 p. 271 T. XVI fig. 52) di deformazione di una anafase nell'endosperma di *Vicia faba* a causa di un vacuolo (forse a contenuto gassoso) che la figura mitotica tendeva a circondare. SAMASSA ('98 p. 10) nei peli staminali di *Tradescantia* osservò che i cromosomi erano meccanicamente « gewellt » dai numerosi vacuoli formati nel protoplasma per effetto di soluzione diluitissima di clorofornio, ma, trattandosi di osservazioni sul vivo, non si può essere sicuri che realmente non si sia potuto verificare attorno ai vacuoli una espansione dei cromosomi, nè d'altra parte si sarebbe potuto concludere contro la natura fluida di essi anche se tale espansione ivi non si verificasse essendo sempre dubbia la natura del contenuto dei vacuoli e potendo quindi la tensione superficiale del loro limite di separazione non raggiungere il valore necessario per la realizzazione del fenomeno.

In ogni modo credo che sarebbe del massimo interesse uno studio sistematico di questo argomento, anche perchè potrebbe forse darci nuove notizie intorno all'anisotropia dei cromosomi, giacchè come è noto (cfr. p. es. SCHENCK '05 p. 133 fig. 41, 42) i cristalli fluenti dell'etere etilico dell'acido paraazossibenzoico, al

¹⁾ Come ha notato specialmente BERTHOLD ('86 p. 86-90), la lunghezza dei filamenti che si possono ottenere oltre ciò che è consentito dalle leggi della tensione superficiale (per una forma cilindrica l'altezza non può superare π volte il quadrato dello spessore), è proporzionale alla viscosità della sostanza. V. a questo proposito anche p. 155.

limite di una bolla d'aria le si espandono intorno solo se vengono a contatto con essa con la loro estremità terminale, altrimenti subiscono solo deformazioni.

Molto probabile invece è l'identità del comportamento dei cromosomi con quello dei liquidi per ciò che riguarda l'esistenza di un angolo di raccordamento fra essi ed un filamento che ne venga bagnato. Si comprende che non è possibile osservare ciò in condizioni sperimentalmente mutate, ma questa appunto è secondo me la naturale interpretazione di quelle deformazioni dei cromosomi, comuni specialmente nelle mitosi di maturazione (cfr. spec. BONNEVIE '09) che in citologia sono descritte accuratamente a proposito della così detta « inserzione delle fibre del fuso acromatico » ¹⁾. Queste deformazioni, che obiettivamente si manifestano come sporgenze più o meno appuntite della massa dei cromosomi nel punto dove questi toccano le fibre acromatiche ²⁾, hanno probabilmente pure contribuito a far credere per un poco di tempo alla teoria della trazione meccanica dei cromosomi da parte delle fibre acromatiche.

Interpretando questo fenomeno nel modo ora esposto, si comprende che una fluidità maggiore del solito sarà certamente una condizione favorevole alla più rapida e completa manifestazione di esso, ma non ne è certamente la causa come crede la BONNEVIE ('09), ed inoltre, a parità di viscosità cromosomica il fenomeno sarà tanto più notevole quanto maggiore sarà la differenza di tensione superficiale fra i cromosomi e le fibre del fuso. Non è infine escluso che lo studio accurato di questo fenomeno ci possa dare anche qualche indicazione sul grado della probabile anisotropia dei

¹⁾ Che realmente vi sia aderenza intima e non semplice contatto fra cromosomi e fibre acromatiche (almeno nei preparati fissati), ho potuto persuadermene in un caso in cui, essendo stati asportati meccanicamente alcuni cromosomi di una piastra equatoriale polare che si trovava ad essere tangente alla linea di sezione (di una laminetta di peritoneo di larva di *Salamandra maculosa*), gli elementi cromatici avevano strappato tutto e soltanto il settore di fibre acromatiche corrispondenti ad essi. Che poi le fibre acromatiche abbiano una esistenza reale e non siano semplici orientamenti dovuti a campi di forza o correnti di diffusione, è dimostrato dalle esperienze di centrifugazione di CONKLIN '12 p. 65-6.

²⁾ BONNEVIE ('09 p. 247) paragona la forma dei cromosomi delle metafasi delle mitosi di maturazioni di *Ascaris* ad una vescica parzialmente piena di sabbia o di sostanza viscosa sollevata per un punto.

cromosomi e forse anche su eventuali differenze reali di comportamento da cromosoma a cromosoma, più o meno costanti.

Non è però da credere che i cromosomi non abbiano che una piccolissima energia di forma. Non è difficile persuadersene mediante dilacerazioni di tessuti ricchi di mitosi, e specialmente gli studi fatti da FOOT e STROBELL hanno provato che in alcuni casi, facendo dei preparati per strisciamento, i cromosomi possono rimanere con la loro forma intatta anche dopo questa manipolazione abbastanza violenta ¹⁾.

Meno importante per la conoscenza dello stato di aggregazione dei cromosomi è l'osservazione che, durante la mitosi, non debbono essere punto rari i casi in cui due cromosomi si tocchino fra di loro, eppure non è dato mai vedere fenomeni di fusione dovuti a tale fatto. Ciò del resto si osserva anche per le masse di protoplasma distinte che si possono ottenere per plasmolisi in una cellula vegetale, che possono poi nuovamente avvicinarsi e toccarsi, ma non si fondono. KÜSTER ('10) che ha fatta questa osservazione la spiega con l'ipotesi della formazione di una membrana aptogena; ma forse, considerando ciò che si verifica per le emulsioni stabili e ciò che abbiamo precedentemente detto a proposito dell'esistenza di un determinato grado di sviluppo di superficie di separazione come condizione di equilibrio di un sistema difasico in determinate condizioni, non vi è nemmeno bisogno di questa nuova ipotesi.

La fluidità dei cristalli e dei cristalloidi.

Non è necessario aggiungere che questa notevole fluidità, che fino a quindici anni fa avrebbe impedita qualunque possibilità di continuare a paragonare il comportamento dei cromosomi con quello delle sostanze cristalline, ormai non solo non è una difficoltà, ma doveva essere preveduta.

Non solo infatti la plasticità è una proprietà generale anche dei cristalli ²⁾ ed i cristalli fluenti scoperti da LEHMANN ('95) in sostanze che probabilmente esistono anche negli organismi (oleati alcalini, lecitina, colesterina etc.), hanno la consistenza di liquidi molto viscosi, ma specialmente i cristalli degli albuminoidi hanno

¹⁾ Per le conclusioni che si possono trarre sul grado di viscosità dei cromosomi dallo studio della loro forma e da quello del loro accorciamento, cfr. cap. IV, § 2 e cap. V, § 2.

²⁾ Cfr. TAMMANN '03 p. 180.

sempre una notevole plasticità (cfr. SCHMPPER '81) che può raggiungere gradi molto alti, specialmente come effetto di quei fenomeni di rigonfiamento di cui abbiamo precedentemente parlato.

5. La forma e la struttura dei cromosomi

Le forme dei cromosomi.

Le forme di equilibrio.

I cromosomi di regola non sono di forma sferica. Questo è un fatto di facilissima constatazione¹⁾ e che ha la più grande importanza teorica, poichè, essendo variabile la loro posizione nella cellula, le cause di tale loro forma non possono essere cercate fuori di essi.

Due sono invece le forme fondamentali che predominano: quella di ellissoide a tre assi, che frequentemente si riscontra specialmente negli insetti e quella allungata nastriforme, molto più comune tanto negli animali che nelle piante.

Questa potrebbe essere definita come un parallelepipedo con vertici e spigoli arrotondati con le tre dimensioni notevolmente diverse fra loro e di queste due costanti come rapporto²⁾ e come valore assoluto e la terza variabile ma costantemente molto maggiore delle altre due. È però interessante notare che le due forme sono riunite da forme di passaggio abbastanza frequenti. Non mancano cioè casi di mitosi con cromosomi prevalentemente di forma di ellissoidi in cui alcuni di essi che hanno la dimensione prevalente ancora maggiore del solito, assumono proprio i caratteri del tipo

1) Cfr. FISCHER '99 p. 274. GURWITSCH '04 p. 241 più generalmente scrive che la forma dei cromosomi non è una figura geometrica semplice tale che possa essere considerata come una condizione di equilibrio puramente fisico di una massa liquida o viscosa. Ciò però, o si riferisce a sostanze isotrope ed allora coincide con l'enunciazione esposta nel testo, perchè in un mezzo fluido omogeneo isotropo solo la forma sferica è condizione di equilibrio o vuole escludere invece in generale che la forma dei cromosomi possa essere considerata come condizione di equilibrio puramente fisico, ed allora ciò, come vedremo, è inesatto.

2) Ciò vale anche per le più precoci profasi nelle quali gli elementi cromatici sono ancora lontani dalla scissione longitudinale metafasica, come risulta specialmente dall'aspetto irregolarmente moniliforme che assumono quando le torsioni loro avvengono secondo un'elica con asse posto nell'interno stesso del cromosoma, aspetto che non può essere dovuto che al fatto che il nastro cromatico si presenta ora di taglio ed ora di piatto.

nastriiforme ¹⁾, come non mancano mitosi con cromosomi prevalentemente del tipo nastriiforme in cui gli elementi più piccoli prendono la forma dei cromosomi ellissoidali ²⁾.

Ciò significa dunque che fondamentalmente identici sono i due tipi e che la forma ellissoidale è dovuta solo al fatto che le tre dimensioni del parallelepipedo sono bensì diverse fra di loro, ma nessuna di esse supera straordinariamente le altre; ed inoltre, forse anche correlativamente a questo fatto, lo smussamento degli spigoli e dei vertici è andato tanto oltre da produrre l'apparenza di ellissoidi.

I casi estremi sono, per il tipo allungato, quanto alle dimensioni i cromosomi lunghissimi p. es. delle profasi delle mitosi somatiche degli Urodeli, e quanto ai caratteri quelli di forma di parallelepipedi quasi perfetti, con angoli e spigoli anche abbastanza vivi quali sono quelli che qualche volta sono stati osservati p. es. nelle mitosi di maturazione e di segmentazione dei Copepodi ³⁾; per il tipo ellissoidale, i cromosomi quasi perfettamente sferici di molti Artropodi. A proposito di questi elementi di forma sferica è interessante notare che nelle mitosi in cui i cromosomi di dimensioni maggiori hanno forma di ellissoidi, non raramente quelli di dimensioni minori hanno forma molto più prossima alla sferica.

Molto importante è anche un'osservazione che per quanto so finora non è stata fatta, e cioè che, mentre come abbiamo detto per i cromosomi nastriiformi due delle dimensioni sono costanti nei limiti degli errori di osservazione come rapporto e come valore assoluto, indipendentemente dal valore della terza dimensione sempre molto più notevole, nei cromosomi ellissoidali invece variano contemporaneamente nei diversi cromosomi i valori assoluti delle tre dimensioni ed anche il loro rapporto si altera, poichè col diminuire delle dimensioni assolute, i cromosomi tendono alla forma sferica

¹⁾ Ciò è evidente p. es. nel caso delle mitosi delle cellule genetiche di *Protenor* (Fig. 45: cfr. WILSON '06 p. 7 fig. 1) e di *Artemia* (Fig. 15: cfr. ARTOM '11 tav. 27 fig. 41).

²⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '11² p. 129-132, 148; Tav. 9 fig. 1-7.

³⁾ Normalmente le estremità dei cromosomi allungati sono tondeggianti, a raggio di curvatura relativamente ampio (di solito più della metà della larghezza dell'elemento) e probabilmente, non sono delle superficie sferiche. Uno studio comparativo più accurato del comportamento di queste estremità potrebbe forse essere interessante.

(cfr. cap. VI, § 1). Questo diverso comportamento si può anche esprimere dicendo che pei cromosomi allungati è costante la sezione e variabile la lunghezza, e pei cromosomi ellissoidali è variabile la grandezza ed anche la forma. In fine del presente capitolo vedremo quale possa essere il probabile significato di questo fatto.

Oltre queste ora esaminate che sono le forme che potremmo chiamare « di equilibrio » dei cromosomi, questi si possono presentare anche sotto forme diverse più o meno transitorie, dovute a cause esterne che agiscono su di essi.

Abbiamo a lungo precedentemente parlato del modo di presentarsi e della probabile causa delle torsioni elicoidi profasiche. Qui ricorderò soltanto che non è punto difficile che una forma elicoidale possa venire interpretata come una serie lineare di granuli ¹⁾ e che quindi non è impossibile che i così detti granuli di PFITZNER, che CARNOY ('85 p. 201) interpretava invece come filamenti moniliformi, non possano essere stati dovuti qualche volta a questa illusione ²⁾.

Le deformazioni passive.

Nel capitolo precedente abbiamo parlato abbastanza a lungo di quelle deformazioni dovute a stiramenti (forma unduloide) e di quelle dovute ai fenomeni capillari che si esercitano fra le fibre del fuso acromatico ed i cromosomi. Qui è da notare soltanto che questi fenomeni si verificano soltanto in alcuni casi, ciò che si comprende facilmente pensando che per la loro realizzazione è necessaria una viscosità relativamente piccola della sostanza che costituisce i cromosomi, e sono quindi specialmente frequenti in alcune mitosi.

Molto interessante è anche a questo proposito l'osservazione di BONNEVIE ('09 p. 208) che le forme più o meno irregolari che così si ottengono, non sono punto caratteristiche di cromosomi speciali, in modo che si possono trovare indifferentemente anche tutti i cromosomi ora deformati in un modo ed ora deformati in un altro. È anche probabile secondo l'A. che queste deformazioni si spostino nel cromosoma durante la mitosi ³⁾.

1) Cfr. NELSON '99.

2) Cfr. anche p. 149.

3) Cfr. anche FOOT e STROBELL '05 p. 222-3 nota. Ciò è tanto evidente che ormai anche i più timorati seguaci dell'individualismo imperante non hanno più

Accorciamenti e rigonfiamenti artificiali.

Ma vi sono anche altre cause di deformazione dei cromosomi non meno interessanti, di cui dobbiamo la conoscenza specialmente a NEMEC. Questo autore ha infatti trovato ('10 p. 261 e ss.) che i lunghi cromosomi delle mitosi di apici vegetativi di *Allium montanum* e di *Galtonia candicans*, sotto l'azione dei vapori di benzina divengono molto più corti ¹⁾ e ridivengono nuovamente lunghi riportati all'aria pura. Come si vede ciò dimostra chiaramente, come nota pure NEMEC ('10 p. 265), la grande importanza che ha l'ambiente nella determinazione della forma dei cromosomi, sia per variazioni che esso produce nella tensione superficiale esistente fra le due fasi in presenza, o nella viscosità della sostanza che costituisce il cromosoma.

Un'altra causa di deformazione dei cromosomi è poi quella che si può ottenere (cfr. spec. OES '08 e NEMEC '10 p. 304-5) trattando le mitosi p. es. con acqua calda, cioè un rigonfiamento omogeneo anche notevolissimo degli elementi cromatici, che varia solo leggermente con la natura delle mitosi e di cui studieremo più minutamente le leggi nel capitolo dedicato alla normale dissoluzione telofasica (cfr. cap. VI, § 1).

Forme simili a quelle dei cromosomi.

Riserbandoci di trarre alla fine di questo capitolo le conclusioni che scaturiscono dall'esame puramente obbiettivo ora fatto per la probabile natura e struttura dei cromosomi, vediamo ora come e dove troviamo realizzate forme simili a quelle che presentano i cromosomi.

Corpi endocellulari.

Tra le formazioni endonucleari, oltre i cristalloidi propriamente detti di cui parleremo in seguito, non mancano punto dei corpi « nucleoli » che presentano una forma diversa dalla sferica. Ri-

il coraggio di accettare come argomento di prova della riconoscibilità dei cromosomi la costanza di forma di ognuno o almeno di alcuni di essi, enunciata specialmente da BAUMGARTNER '04 p. 7, da MOORE ed ARNOLD '06 e più recentemente anche da un assistente di BOVERI!

¹⁾ Cfr. anche cap. IV, § 2.

corderò, oltre gli esempi citati da ZIMMERMANN ('93¹ p. 211-213), i granuli endonucleari delle cellule glandolari di larve di *Lymantria dispar* di cui abbiamo già parlato a proposito dei fenomeni di associazione, che assumono forme allungate cromosomoidi, e specialmente i filamenti spesso di dimensioni relativamente notevoli che si trovano nell'interno di molti nuclei quiescenti di Artropodi¹⁾ che hanno tutto l'aspetto di cromosomi, ma che con ogni probabilità non sono cromosomi (cfr. spec. VAN GEUCHTEN '89). È da notare a proposito di queste formazioni che, mentre esse sono normalmente cilindroidi o solo leggermente moniliformi, nei nuclei artificialmente stirati assumono la forma unduloide (cfr. VAN BAMBECKE '87 p. 369) allo stesso modo come i cromosomi stirati.

Tra le formazioni extranucleari che hanno forma simile a quella dei cromosomi, ricorrono naturalmente subito alla mente i mitocondri ed i condriomiti. Ciò risulta dalle ricerche di tutti coloro che si sono occupati di questi antichi « pseudocromosomi »²⁾, poichè, nonostante che in generale i citologi non rivolgano una attenzione speciale a tali fatti, pure concordano nel disegnarli solo o come condriomiti o come condriocenti. I primi si presentano appunto come i cromosomi allungati, cioè come formazioni cilindroidi di spessore uniforme per l'intera lunghezza³⁾ e costante per tutti, qualunque siano le loro dimensioni longitudinali e ad estremità tondeggianti (cfr. p. es. Fig. 11 e 44); ed i secondi invece, appunto come i cromosomi tozzi, di forma ellissoidale ma di dimensioni variabili.

Tra le altre formazioni citologiche extranucleari sono poi da ricordare (qui pure oltre i cristalloidi propriamente detti di cui parleremo in seguito) anche alcune forme di « nucleo vitellino », fra cui ricorderò specialmente quello studiato da MOROFF ('09) nei Copepodi, che si presenta sotto forma di nastri di varia lunghezza e di spessore uniforme costante.

1) Pei Vertebrati sono specialmente da ricordare i « cromoteni » degli oociti delle uova meroblastiche, che, come ha dimostrato CERRUTI ('06), non sono cromosomi.

2) Cfr. p. es. MEYES '08², GIGLIO-TOS e GRANATA '08, DUESBERG '10 (cfr. spec. tav. 3, fig. 2 e 22) LEVI '11 etc.

3) Specialmente SANSSONOW ('10 p. 639) ha insistito su questa uniformità di spessore per tutta la lunghezza, notando l'inesattezza delle figure di FLEMING dove sono invece rappresentati con estremità appuntite.

Si deve però anche considerare che gli stessi nuclei hanno spesso forma molto simile a quella dei cromosomi. Infatti, oltre la forma sferica, quella polimorfa dovuta alla tendenza ad uno sviluppo di superficie maggiore ¹⁾ e quelle dovute a deformazioni meccaniche, la più frequente forma nucleare è certo quella di ellissoide a tre assi, tanto che forse non è improbabile considerare anche fisiologicamente quella sferica come un semplice caso particolare di questa. Non mancano d'altra parte nemmeno casi in cui dei nuclei assumono spontaneamente un aspetto cilindroide o nastriforme, come p. es. molto spesso si verifica nell'istogenesi degli spermatozoi, nelle cellule endodermiche dei vasi delle campane nuotanti dei Sifonofori (CHUX '90 p. 16), nella regione intercotiledonare dell'endosperma di *Vicia faba* (BUSCALIONI '98 p. 275-6), nella mucillagine delle foglie di *Lycoris* e di altre Amarillidee (MOLISCH '99 p. 34), nei nuclei generativi maschili nella fecondazione delle monocotiledoni ed altrove.

Abbiamo d'altra parte visto anche (cfr. p. 104) che si possono ottenere associazioni seriali e fusione parziale di nuclei che portano appunto alla realizzazione di forme cilindroidi. Si può infine considerare anche che, per stramenti meccanici di nuclei vivi, VAN BAMBECKE ('87 p. 364-5 tav. 11 fig. 10, tav. 12 fig. 19,27) ha ottenuto anche la formazione di lunghi nastri.

Forme di fluidi isotropi.

Prima di analizzare quei casi in cui dei corpi non organizzati prendono spontaneamente forme simili a quelle presentate dai cromosomi, non è inutile notare che artificialmente è possibile fare assumere a corpi viscosi ²⁾ aspetto cilindroide o nastriforme. Ricorderò specialmente anche qui (cfr. p. 112 nota 3): le osservazioni di QUINCKE ('02¹) sulla forma cilindroide che assume un liquido che venga versato lentamente da una sottile apertura in un altro liquido col quale formi un precipitato; le « vegetazioni metalliche » che sorgono, anche con aspetto nastriforme, da cristalli di cloruro di cobalto posti in una soluzione di un silicato alcalino (cfr. QUINCKE '02¹ p. 666); e le superficie unduloidi che si formano da gelatina

¹⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '11¹.

²⁾ Per l'importanza della viscosità per la superazione dei limiti posti dalle leggi della tensione superficiale alla deformazione passiva di masse fluide isotrope, cfr. BERTHOLD ('86 p. 89) ed ALBRECHT ('02² p. 813).

solida che si vada sciogliendo in acido tannico (cfr. QUINCKE '03¹ p. 74). Si può anche notare che, versando in acqua per una stretta apertura della gelatina al limite fra lo stato liquido e lo stato solido, si formano budelli cilindroidi stabili; e che BÜRSCHLI ('98 p. 48) ha ottenuto dei filamenti nastroiformi ponendo dell'alcool assoluto sopra una soluzione di gomma, in modo da produrre una immediata fissazione dei filamenti che si producevano sollevando rapidamente parte della massa viscosa¹).

Ma tutte queste non sono che somiglianze formali estrinseche, poichè la loro origine è diversissima da quella dei cromosomi, e specialmente è artificiale e non spontanea.

La forma dei cristalli fluenti.

Analogie grandissime reali esistono invece anche per ciò che riguarda la forma. Naturalmente però, è nel campo delle sostanze cristalline che dobbiamo cercare tali analogie²), perchè l'esistenza stabile di una forma diversa dalla sferica per una massa fluida in un mezzo isotropo, richiede che tale massa abbia delle proprietà vettoriali nella sua energia di conformazione (« Gestaltungskraft »)³).

Certamente, come abbiamo visto, è possibile ottenere forme cilindroidi per il semplice effetto di associazioni seriali e fusione solo parziale di piccole sfere sospese di liquidi viscosi, ma anche per questo fenomeno è da considerare che per le sostanze certamente isotrope tali associazioni seriali sono composte di un brevissimo numero di elementi; e che appena l'associazione comincia a comprenderne un numero maggiore, compaiono subito i filamenti più o meno ramificati, le reti ed i cumuli informi, come appunto avviene p. es. tipicamente nella gelificazione o nella precipitazione di colloidi diluiti.

Perchè l'associazione continui a lungo in modo esattamente seriale, è necessario che esista una anisotropia nell'attrazione molecolare⁴), e, perchè una forma allungata di un corpo viscoso in

¹) Questo fatto ha importanza specialmente per l'interpretazione della forma a nastro nella deformazione meccanica di nuclei, sopra ricordata.

²) Cfr. spec. TELLYESNICZKY '07² p. 42-3 e 46 e anche NEMEC '10 p. 265 e ss. che però appunto per la necessità di supporre (nel protoplasma secondo lui) forze che impediscano il raggiungimento della forma sferica, non crede di potere ammettere per i cromosomi una consistenza « dickflüssige ».

³) Cfr. spec. LEHMANN '06⁴.

⁴) Ciò si potrebbe quindi verificare per l'associazione dei cristalli fluenti. Non

un mezzo fluido omogeneo isotropo persista, è necessario che esista una anisotropia della viscosità di quello. Su questo fatto ha specialmente insistito LEHMANN ¹⁾ per la spiegazione della forma diversa dalla sferica dei cristalli fluenti che appunto realizzano tale condizione di cose.

Molto interessante per il problema del significato della forma dei diversi cromosomi, è l'analisi di un fenomeno che si verifica per alcuni cristalli liquidi ²⁾, che, conduce alla realizzazione di forme quasi perfettamente identiche a quelle dei cromosomi. Si tratta di questo che, durante l'accrescimento dei cristalli in una soluzione debolmente sovrassatura, questi, in alcune condizioni assumono forma cilindroide con estremità tondeggianti ed aumentano progressivamente di lunghezza, senza variazione del loro spessore, ciò che è strano, perchè, avvenendo la deposizione della sostanza su tutta la superficie, ogni cristallo liquido dovrebbe crescere non solo in lunghezza, ma anche in spessore. Poichè ciò non avviene si deve ammettere una anisotropia della viscosità della massa cristallina, a causa della quale l'allontanamento mutuo delle molecole incontra una resistenza molto maggiore nella direzione dello spessore anzichè in quella della lunghezza ³⁾.

La forma dei cristalli di albuminoidi.

Data la viscosità dei cristalli di albuminoidi ⁴⁾, che, per la loro

si può escludere che anche i casi di lunghe associazioni lineari di globuliti possano essere effetto di questo complesso causale.

¹⁾ Cfr. LEHMANN '95 p. 95 e molti altri dei numerosissimi lavori posteriori di questo autore su tale argomento.

²⁾ Dell'etere etilico dell'acido paraazossicinnamico e di due altri eteri omologhi. Non molto diverso del resto deve essere il modo di origine dei trichiti solidi di cui abbiamo ricordata a p. 108 l'impressionante somiglianza con i cromosomi. Tale somiglianza di forma dei trichiti è notevole anche per il fatto che frequentemente anche essi, come i cromosomi, conservano inalterato il loro spessore fino alle estremità (cfr. LEHMANN '88 p. 353).

³⁾ Cfr. spec. LEHMANN '06³ p. 606. Questo fenomeno del resto si può osservare anche nella formazione delle « forme mieliniche », che, come è noto (cfr. p. es. LEHMANN '07 p. 60), non sono che cristalli fluenti più o meno modificati da condizioni varie di tensione superficiale.

⁴⁾ Sarebbe inutile ricordare che NAEGLI a questi cristalli di sostanze albuminoidi diede il nome di cristalloidi per il carattere che essi presentano in modo spiccato della variazione dei valori dei loro angoli diedri in funzione dell'acqua assorbita (cfr. SCHMIDT '81 p. 135-138, 151. V. anche p. 163 nota 3), se non si

natura fisica e chimica¹⁾ sono sempre quelli che dobbiamo tenere specialmente presenti, è della massima importanza notare che molto frequentemente essi sia che si formino nelle cellule, sia che si ottengano in vitro, si osservano stabilmente sotto forma filamentosa, presentando uno spessore sensibilmente identico anche per differenze molto notevoli di lunghezza²⁾. Ricorderò fra quelli che raggiungono lunghezze maggiori³⁾, quelli osservati da MOLISEN ('85) in *Epiphyllum* e da WAKKER ('91) in *Tecophilea*, nei quali la lunghezza supera di varie centinaia di volte lo spessore sempre sensibilmente costante.

Più interessanti per noi perchè di lunghezza non enorme, sono numerosissimi altri cristalloidi, di forma cilindroide sempre di spessore uniforme indipendentemente dalla lunghezza e con estremità tondeggianti. Fra quelli osservati in cellule animali⁴⁾ ricorderò che p. es. KÖLLIKER ('58) trovò nelle uova di alcuni pesci cristalloidi di forma che l'illustre A. paragonava a quella di un cilindrasse. VAN BENEDEN ('80 p. 194-5 tav. 6 fig. 7, 8), nei blastomeri di *Cogniglio*, BALLOWITZ ('00) nella membrana di *DESCHEMET* della *Cavia*. La più esatta realizzazione di una forma simile a quella di cromosomi allungati, è data però forse dai cristalloidi del tipo⁵⁾ di quelli noti da molto tempo sotto il nome di cristalli di REINKE che si trovano nelle cellule del testicolo p. es. dell'uomo (cfr. Fig. 36

incontrassero nei lavori citologici delle frasi come queste: « il ne s'agit pas d'un cristal, mais tout au plus d'un cristalloïde (c'est-à-dire d'un corps de forme, mais non de nature cristalline) » (cfr. WINIWARTER '12 p. 123).

1) Per chi crede a questa specie di chimica, ricorderò che anche alcuni derivati dell'« acido nucleinico » sono capaci di formare cristalli colloidali, che compaiono in alcune reazioni per riordinamento di una massa gelatinosa formatasi in primo tempo (cfr. p. es. STENDEL '12).

2) Molto interessante è a questo proposito la descrizione dell'origine di cristalli filiformi di emoglobina, riferita da REICHERT e BROWN '06 p. 84.

3) È inutile dire che si tratta sempre di cristalli microscopici, di un ordine di grandezza quasi sempre non molto diverso da quello dei cromosomi.

4) Fra quelli osservati in cellule vegetali, menzionerò specialmente i « nematoblasti » delle cellule dei peli di *Momordica elaterium* e delle cellule del meristema radicale di *Vicia faba*, che hanno forma e dimensioni quasi assolutamente identiche a quelle dei cromosomi (cfr. ZIMMERMANN '93¹ p. 215) e molti altri per cui cfr. ZIMMERMANN '93² p. 61.

5) Appartengono a questo tipo molti cristalloidi anche endonucleari delle piante (cfr. Fig. 34, 35, 37-39, 43), noti per gl'interessanti studi di ZIMMERMANN ('93² pag. 54-76 e 112-158, Taf. II e IV); per cristalloidi prodotti artificialmente v. p. es. E. T. REICHERT '03 p. 99.

e 56-58, dove sono stati oggetto di numerose descrizioni (cfr. spec. REINKE '96, LUBARSCH '96, WINIWARTER '12 p. 109-110 e 122-4); a questi molto probabilmente appartiene anche quel cristalloide in cui MONTGOMERY ('11) ed in parte anche WINIWARTER ('12) hanno creduto di vedere la *causa* della differenziazione istologica delle cellule di SERTOLI dalla linea germinale.

Questa supposizione ingenua di MONTGOMERY è interessante perchè mostra come la grande somiglianza dei cristalloidi ai cro-



Fig. 34-45. — Le forme di alcuni cromosomi e dei cristalloidi

Fig. 34. (da ZIMMERMANN '93¹ tav. 2 fig. 13) Cristalloidi nel nucleo di una cellula del mesofillo di *Aspidium molle*.

Fig. 35. (da ZIMMERMANN '93¹ tav. 4 fig. 46) Cristalloidi nelle cellule dell'epidermide della parte superiore della foglia di *Acropera Loddigesii*.

Fig. 36. (da LUBARSCH '96 tav. 6 fig. 3 (parte inferiore)) Cristalloidi nelle cellule del testicolo umano.

Fig. 37. (da ZIMMERMANN '93¹ tav. 4 fig. 21) Cristalloide nel nucleo di una cellula del parenchima spugnoso della foglia di *Rivina humilis*.

Fig. 38. (da ZIMMERMANN '93¹ tav. 2 fig. 11) Cristalloidi nel nucleo di cellule del mesofillo di *Polypodium caespitosum*.

Fig. 39. (da ZIMMERMANN '93¹ tav. 2 fig. 21) Cristalloide nel nucleo di cellule dell'epidermide della parete dell'ovario di *Campanula trachelium*.

Fig. 40-42. (da LEHMANN '06³ tav. 8 fig. 15 e 16) Alcune forme di cristalli liquidi dell'etere etilico dell'acido paraazossicinnamico.

Fig. 43. (da ZIMMERMANN '93¹ tav. 4 fig. 1) Cellula della parete dell'ovario di *Melampyrum arvense*. Cristalloidi durante la mitosi.

Fig. 44. (da MEVES '08² tav. 39 fig. 3) Cromosomi e condriomiti in una cellula di embrione di pollo in mitosi.

Fig. 45 (da WILSON '06 p. 7 fig. 1 d) Piastra equatoriale di spermatogoni di *Protenor bel-fragei*.

mosomi comincia a far dubitare i citologi tradizionalisti non già ancora che i cromosomi siano anch'essi dei cristalloidi, ma invece che quelle formazioni coi caratteri proprio di cristalloide, non abbiano anche essi come i nobili cromosomi una grande importanza morfologica.

Però già si incomincia pure a dubitare se una certa formazione è un « mitocondrio » o non fosse per caso invece proprio un cristalloide ¹⁾: Tipico in questo senso è il modo di parlare di NEMEC ('10 p. 166 e 173 tav. 2 pag. 43-45) cultore di citologia botanica, scienza nella quale i cristalloidi hanno una notorietà ed una diffusione molto maggiore che nella citologia animale. E non è forse un riconoscimento inconscio della verità il modo col quale NEMEC ('10 p. 166 tav. 2 pag. 46) nota che queste stesse formazioni nelle stesse cellule ²⁾ si possono presentare, oltre che nella forma anzidetta con spigoli e vertici abbastanza vivi, anche come corpuscoli più spessi, fortemente curvi ed arrotondati alle estremità « welche auf den ersten Blick den Eindruck von Chromosomen machen was sie jedoch gar nicht sind »? Cromosomi quelli non sono certo, ma come abbiamo visto e vedremo, si accumulano sempre più gli argomenti per affermare invece che i cromosomi sono dei cristalloidi.

L'identità perfetta della forma e del comportamento delle varie dimensioni esistenti fra i cromosomi allungati ed i cristalloidi allungati, ha la sua corrispondenza nella completa identità di forma fra i cromosomi ellissoidali ed alcuni cristalloidi tozzi. Come quelli anche questi hanno forma di ellissoide a due od a tre assi con superficie più o meno uniformemente curva ³⁾; come per quelli la loro forma è anche funzione della grandezza, nel senso che in

1) Si possono ricordare a questo proposito anche le discussioni sui rapporti esistenti fra mitocondri e granuli di vitello.

2) Cellule giganti patologiche di *Pritchardia* dovute ad infezione di *Heterodera*.

3) RADLKOFER '58 e GIARDINA '05 credono che la rotondità degli angoli possa essere solamente apparente e dovuta realmente invece all'esistenza di faccette di m'altra forma che tronchino gli spigoli ed i vertici della forma dominante. Ciò non è certamente escluso, benchè le osservazioni della mutabilità degli angoli diedri specialmente nel rigonfiamento (cfr. SCHIMPER '81 e LEHMANN '88 p. 550-554) e la notevole fluidità della massa dei cristalloidi rendano poco necessario trasportare in questo campo le regolarità trovate per i cristalli rigidi. Del resto i due fenomeni si continuano l'uno con l'altro, come specialmente risulta dalla analisi fatta recentemente da VIOLA ('12).

generale tendono tanto più ad una forma cilindroide quanto maggiori sono le loro dimensioni e tanto più ad una forma sferica quanto minori sono queste (cfr. Fig. 34-45). Numerosi casi ne sono stati osservati e fra quelli osservati negli animali ricorderò quali casi più tipici i cristalloidi osservati da GIARDINA ('05) negli oociti di *Scutigera* e di *Tegenaria*, e specialmente i granuli di vitello p. es. dei Selaci che presentano proprio questa forma e si comportano come cristalloidi sotto tutti i punti di vista ¹⁾.

Per completare la dimostrazione dell'identità di comportamento fra i cromosomi e i cristalloidi, non resta che a notare che anche questi, qualunque sia la loro forma, sono capaci di rigonfiarsi, come già abbiamo visto precedentemente.

Conseguenze per i cromosomi.

Anisotropia.

Riassumendo, dunque, il comportamento comune dei cromosomi, come di molti cristalloidi e di alcuni cristalli fluenti rispetto alla forma è il seguente: Elementi di dimensioni piccole hanno forma che possiamo considerare sferica; elementi di volume maggiore si discostano da tale forma, e propriamente crescono con rapidità diversa le tre dimensioni, in modo che essi presentano forma di ellissoidi a tre assi con una differenza nel rapporto fra di questi tanto maggiore quanto maggiori sono le dimensioni assolute. Inoltre non solo è diversa la rapidità di accrescimento dei tre assi, ma diverso ne è anche l'andamento.

Ciò è dimostrato dal fatto che l'accrescimento di due delle dimensioni degli elementi di volume progressivamente maggiore va rapidamente diminuendo ²⁾, mentre la terza dimensione cresce sempre uniformemente. Per questo diverso andamento dell'accrescimento delle tre dimensioni, al disopra di un determinato volume, ulteriori aumenti di questo compaiono soltanto come aumento di lunghezza. Il limite di grandezza al quale si comincia a verificare questo fenomeno è naturalmente diverso da sostanza a sostanza, ma, per gli elementi di forma allungata si può affermare (a causa

¹⁾ cfr. VALENCIENNES e FRÉMY '54, RADLKOEFER '58. Per la bibliografia posteriore cfr. p. es. PRÉNANT '97 p. 87. Per cristalloidi che si trovano in cellule vegetali cfr. ZIMMERMANN '93² Taf. 2. fig. 13, 14, 16, 17, 26-29.

²⁾ Per l'esistenza di un limite all'accrescimento dei cristalli cfr. p. 116 e 170.

del fatto che le due dimensioni trasversali rapidamente cessano di crescere), che quella determinata sostanza si può presentare sotto forma ellissoidale solo se ha un volume tale che la lunghezza non ecceda di molto le due dimensioni trasversali dell'elemento di forma allungata che si considera ¹⁾.

Trattandosi di formazioni fluide o in ogni caso plastiche, le forme in questione non possono essere dovute che solo in piccola parte al modo di formazione e debbono invece essere considerate come forme di equilibrio. Ora, per ciò che riguarda l'habitus dei cristalli che si formano in un sistema, dalle considerazioni di GIBBS e di CURIE è noto che predomineranno quelle facce per le quali l'energia totale del sistema è minima ²⁾. Certamente in relazione con questa legge è l'habitus prismatico ed aciculare dei cristalli, sulla realizzazione del quale hanno notevole influenza anche la rapidità di cristallizzazione che varia notevolmente nelle diverse direzioni. Quanto ai cristalli fluidi, come abbiamo visto, LEHMANN crede che abbia specialmente importanza l'anisotropia della viscosità ³⁾; in questo senso parlano anche le trasformazioni di cromosomi allungati in cromosomi più tozzi, naturali in alcune mitosi dalla pro- alla metafase (cfr. Cap. IV § 2) ed artificialmente ottenute in altre per effetto di vapori di benzina.

Accettando tale interpretazione, evidentemente risulta che la viscosità nelle diverse direzioni deve essere inversamente proporzionale alle dimensioni relative raggiunte appunto in quelle direzioni e che quindi p. es. i cromosomi ellissoidali degli Insetti debbono presentare una anisotropia di viscosità molto minore che non i cromosomi allungati degli Anfibi. Il valore assoluto della viscosità

¹⁾ Ciò si può esprimere anche dicendo p. es. che in una mitosi con cromosomi ellissoidali un cromosoma allungato deve avere per lo meno lo spessore del massimo fra i cromosomi ellissoidali e d'altra parte che in una mitosi con cromosomi di forma allungata, cromosomi ellissoidali non potrebbero avere dimensioni massime molto maggiori p. es. del doppio dello spessore dei cromosomi allungati. Il primo fatto è dimostrato appunto dalle mitosi di cellule genetiche di *Protenor* che abbiamo già citate, il secondo è dimostrato dai fenomeni di aumento del numero dei cromosomi da me studiati in un precedente lavoro (cfr. P. DELLA VALLE '11² p. 129 e 148).

²⁾ Cfr. p. es. WILH. OSTWALD '02 p. 147; DOELTER '05 p. 189, e PAWLOW '10.

³⁾ Non è impossibile che in questi casi la sensibile costanza di spessore per lunghezze diverse superiori ad un certo limite sia in relazione con l'esistenza di un massimo di viscosità parallelo a coppie di facce parallele.

poi dovrà essere tanto maggiore, quanto più perfettamente i cromosomi si approssimano ad una forma poliedrica definita.

Dato l'ordine di idee ora esposto, ne derivano tre conseguenze di importanza fondamentale per la morfologia dei cromosomi.

La prima è quella che le tre direzioni di un cromosoma, cioè la lunghezza, la larghezza e lo spessore non sono equivalenti ¹⁾, ma differiscono più o meno notevolmente per proprietà fisiche ²⁾, constatazione questa che, come vedremo in seguito, è di grandissima importanza nell'analisi del fenomeno della divisione longitudinale metafasica.

Identità di natura.

La seconda conseguenza è quella che, di regola, tutti i cromosomi di ciascuna cariocinesi sono formati dalla stessa sostanza e sono quindi fra di loro identici per natura, poichè, in condizioni identiche l'identità di larghezza e di spessore di tutti i cromosomi allungati di una mitosi o la continuità del modo di variazione della forma in funzione della variazione della grandezza per i cromosomi tozzi, richiede necessariamente anche identità della sostanza costituente.

Omogeneità.

La terza e forse la più importante, è quella che anche i cromosomi, come tutti i cristalli, hanno struttura non solo anisotropa, ma anche omogenea.

Questa affermazione potrà sembrare a prima vista certamente erronea pensando ai numerosi casi in cui è stata realmente osservata una struttura dei cromosomi. Quando però si consideri che certamente alcune di queste osservazioni sono state dimostrate inesatte ³⁾, che per altre si tratta certo di errori di interpretazione ⁴⁾ che in altre ancora si ha a che fare con quei fenomeni di fusione

¹⁾ A questa stessa conseguenza è giunto anche BOVERI ('04 p. 23) per considerazioni di altra natura.

²⁾ Dato ciò sarebbe naturale pensare al sistema trimetrico, ma è ancora straordinariamente troppo presto per potere parlare di ciò.

³⁾ Come è noto questo è stato appunto il caso per i famosi cromioli dei cromosomi degli spermatogoni di *Batrachoseps* descritti da EISEN (cfr. JANSSENS e DORNEZ '03 pp. 441-446 e KINGSBURY '02 p. 113).

⁴⁾ Cfr. ciò che abbiamo detto a p. 155 a proposito delle torsioni elicoidali; ed a p. 119-150 a proposito delle superficie unduloidi.

che sta per avvenire o che non è ancora completamente avvenuta di parti che tendono ad associarsi in serie lineare (per cui cf. p. 95), ovvero si tratta, invece che di associazione, di iniziale disfacimento dell'aggregato cristallino ¹⁾ e che in altri infine abbiamo a che fare con ogni probabilità con artefatti di preparazione ²⁾, si deve obbiettivamente concludere che non esiste nessun argomento reale che provi una eterogeneità nella composizione dei cromosomi.

Naturalmente però, l'omogeneità dei cromosomi non deve esser quella dei cristalli ideali di BRAVAIS, poichè, specialmente i fenomeni telofasici e le esperienze di NEMEC della capacità di rigonfiamento dei cromosomi, dimostrano chiaramente che per essi (cfr. NEMEC '10 p. 183-4, 335, 462) come per i cristalli rigonfiabili degli albuminoidi in genere si deve supporre quella che si è convenuto chiamare « struttura micellare », cioè quella dei gel ³⁾. È del resto più che probabile (cfr. anche p. 147) che vi sia una continuità di forme tra i cristalli teorici e questi che possono essere considerati come i più distanti da quelli ⁴⁾.

Come però in generale per tutte le sostanze omogenee, non è escluso che cause esterne possano provocare in essi delle differenziazioni. Così p. es. come per le emulsioni vi sono osservazioni che portano a credere alla possibilità dell'esistenza di una terza fase al limite di separazione fra le due fondamentali ⁵⁾, così non

¹⁾ Questo caso deve essere abbastanza frequente, specialmente quando si tratta di cromosomi risultanti dall'associazione seriale di grossi granuli. cfr. p. es. SILVESTRI '98 p. 257 e 292, fig. 1 e fig. 39; DOWNING '05 p. 399, fig. 34, 36, 39; GROSS '06 p. 281-2; GOLDSCHMIDT '02 p. 428 etc. V. anche P. DELLA VALLE '07 p. 25-28.

²⁾ Questo è certamente il caso della struttura finemente granulare ottenuta da ALTMANN nei cromosomi (cfr. ALTMANN '93 p. 50-1 e MEYES '07 p. 465-8), fissando i tessuti con OsO₄ ed An Cl₄. Come ha dimostrato FISCHER ('99 p. 16 e 33-46) il metodo di ALTMANN è fra i più adatti a precipitare albuminoidi omogenei sotto forma granulare, e d'altra parte lo stesso FISCHER ('99 p. 324) ha ottenuto la precipitazione sotto forma granulare anche di colloidi solidi. Cfr. del resto a questo proposito anche tutte le discussioni sull'esistenza reale e sulla produzione artificiale delle strutture nei gel (cfr. BÜTSCHLI '98 e WOLF. OSTWALD '10 p. 31-33).

³⁾ Cfr. spec. SCHULZ '01.

⁴⁾ Cfr. spec. GLADSTONE e HIBBERT '01; QUINCKE '02² p. 40 e '06; FOCK '10.

⁵⁾ Cfr. p. es. QUINCKE *passim* e spec. '02³ p. 1010; RAMSDEN '03; MARSHALL '09 (*Chem. Zentr.* '09, 1, p. 1528); WOLF. OSTWALD '10 p. 322; FREUNDLICH '10 p. 459.

vi sarebbe nulla di strano che osservazioni obiettive venissero a dimostrare l'esistenza di una diversità di comportamento fra la regione periferica e la regione centrale dei cromosomi ¹⁾.

D'altra parte cause esterne, agendo diversamente o solo con diversa intensità su parti diverse del cromosoma, possono benissimo provocare differenziazioni nella sua lunghezza. Ora questa è appunto molto verosimilmente la causa della differenziazione delle due estremità di quei cromosomi delle prime segmentazioni delle uova di *Ascaris megalocephala* che capitano in un citoplasma somatico ²⁾. Infatti è probabile che sulla sostanza che costituisce tali estremità possa agire con maggiore intensità e più a lungo l'azione disintegratrice dell'ambiente protoplasmatico che si esplica meno intensamente anche sul resto del cromosoma.

Ciò è probabilmente dovuto al fatto che la sostanza che costituisce tali estremità, sia durante il periodo in cui la cromatina è sotto forma di cromosoma ³⁾ (a causa della sua posizione terminale) sia durante il periodo intercinetico (a causa della sua posizione nelle protuberanze nucleari in cui tali estremità si trasformano alla telofase e che di solito non vengono eguagliate dalla tensione superficiale) resta sempre più intensamente del resto sotto tale azione citoplasmatica ⁴⁾.

Resterebbero ancora i fenomeni di differenziazione che si manifestano nella sostanza nucleare durante il periodo intercinetico, ma di questi (tra cui ricorderò come più importanti degli altri quelli che si verificano negli oociti di *Dytiscus* e quelli, probabilmente omologhi, che si verificano negli oociti delle uova meroblastiche), non parlerò qui, perchè non riguardano il problema dell'omogeneità dei cromosomi ed involgono invece quello del meccanismo e del significato della differenziazione.

¹⁾ Per le discussioni in proposito cfr. p. es. BONNEVIE '08 e NEMEC '10 p. 302-304, 335.

²⁾ Cfr. BOVERI '10 p. 179.

³⁾ Come è noto, così come in generale in un cristallo allungato è più rapido l'accrescimento in lunghezza, così anche su di esso le azioni fisiche e chimiche avvengono più intensamente e rapidamente, appunto alle estremità.

⁴⁾ Quanto al fenomeno della mutazione (cfr. P. DELLA VALLE '09 p. 152 nota) del numero dei cromosomi e della loro grandezza, le osservazioni sopra citate (cfr. p. 117) di possibilità di ottenere tutti i gradi di passaggio, con azioni esterne più o meno intense, dimostra che la mutazione non avviene nella natura della sostanza del cromosoma, ma nell'ambiente citoplasmatico.

La forma del nucleo.

Gli stessi argomenti e gli stessi fatti che abbiamo ora analizzati per concludere alla struttura omogenea anisotropa dei cromosomi, valgono naturalmente anche per concludere in modo identico considerando che analoga a quella dei cromosomi è, come abbiamo visto, la forma di equilibrio che i nuclei tendono ad assumere. La minore tendenza a tale forma e la più facile deformabilità sono logicamente riportabili alla sua viscosità molto minore che è in relazione al fatto che la sua massa è di regola molto maggiore di quella di tutti i cromosomi che lo riformano, prima fortemente rigonfiandosi ed infine sciogliendosi (cfr. Cap. VI § 1). Si può certo ricordare a proposito di ciò il fatto che l'orientamento molecolare e la struttura anisotropa nei cristalli rigonfiabili di albuminoidi diminuisce col rigonfiamento ma non sparisce che asintoticamente e forse anche il fatto osservato da RIXNE, che l'acido silicico colloidale ottenuto dalla decomposizione di cristalli di zeoliti, mostra anch'esso la tendenza ad assumere struttura regolare ed a mostrare doppia rifrazione.

Rapporti fra la struttura dei cromosomi e quella degli organismi.

L'anisotropia nelle strutture istologiche è un fenomeno molto frequente ¹⁾ e, come è noto, specialmente ENGELMANN (cfr. p. es. '06) ha molto insistito sopra la correlazione esistente fra anisotropia e contrattilità. Ciò ha certo nel nostro argomento una grandissima importanza, ma molto maggiore è il valore che ha l'altro carattere fondamentale delle sostanze cristalline, cioè l'omogeneità. Questa infatti esclude completamente i cromosomi dalla categoria degli *organismi*, giacchè questi hanno caratteristica fondamentale comune dal punto di vista morfologico, che in essi non solamente le diverse *direzioni* hanno proprietà diverse, (come per le sostanze cristalline) ma anche che in una determinata direzione i diversi *punti* hanno proprietà diverse ²⁾. Negli organismi cioè una parte non ha le pro-

¹⁾ Per i rapporti fra anisotropia e doppia rifrazione, cfr. Cap. III § 7. Per l'anisotropia in generale delle sostanze organiche, cfr. VON EUBNER '82. Per i rapporti esistenti fra la sostanza anisotropa delle fibrille muscolari ed i cristalli liquidi cfr. VLÈS '11.

²⁾ Per una discussione sulla non equivalenza dei diversi punti anche in una data direzione nei cristalli, cfr. RETGERS '95 p. 188.

prietà del tutto almeno in modo attuale, e la forma elementare è proprio la forma complessiva, mentre nelle sostanze cristalline invece un frammento di sfaldatura è equivalente al cristallo dal quale proviene, ciò che permette di considerare per essi i rapporti fra i parametri e non il loro valore assoluto ¹⁾.

Forse a considerare più profondamente le cose e specialmente i fenomeni presentati dai sistemi armonici equipotenziali ²⁾ e la variabilità delle dimensioni assolute degli organismi da una parte e gli orientamenti regolari reciproci di cristalli eterogenei specialmente nelle differenziazioni magmatiche dall'altra, fra i due campi non esiste un abisso.

Ciò però non vieta di affermare con completa sicurezza che quei corpi omogenei anisotropi, quei cristalloidi che si chiamano cromosomi, non sono e non possono essere organismi.

Ed ora, rispetto alla struttura, sarebbe anche da parlare della natura chimica. Ma chi potrebbe avere il coraggio scientifico, allo stato attuale, di considerare chimica seria quella che si suol fare in proposito? La struttura morfologica non ha nessuna necessaria connessione con la natura chimica delle sostanze, e il sapere che abbiamo a che fare con cristalli colloidali, non ci fa avanzare di un passo nella conoscenza della chimica dei cromosomi.

¹⁾ Per le variazioni delle proprietà dei cristalli col variare delle dimensioni cfr. RETGERS.

²⁾ Interessanti sono le analogie esistenti fra la morfologia degli organismi ed il riordinamento interno che deve necessariamente avvenire nella massa dei cromosomi durante il loro accorciamento dalla pro- all'anafase.

6. La colorabilità dei cromosomi

La colorabilità dei cromosomi.

La colorabilità dei cromosomi, oltre ad avere una enorme importanza indiretta per la morfologia della cromatina, giacchè appunto mediante questa proprietà è stato possibile eseguire la massima parte degli studii relativi, ne ha anche una diretta, come nuovo mezzo di analisi della natura della sostanza che costituisce gli elementi cromatici.

Ogni citologo sa che la colorabilità dei cromosomi che si formano da un nucleo è non solo relativamente, ma anche assolutamente molto maggiore di quella del nucleo stesso e che quest'aumento di colorabilità si inizia nelle più precoci profasi ma va rapidamente crescendo col progredire della mitosi, cioè, come vedremo, col diminuire delle dimensioni dei cromosomi, per raggiungere il valore massimo alla metafase ed all'anafase e per poi diminuire alla telofase parallelamente al cambiamento dei caratteri dei cromosomi che analizzeremo in seguito.

Sul modo col quale si verifica tale colorazione non è certamente il caso di fermarsi. Ricorderò solo per l'importanza teorica dei fatti: I. Che è possibile ottenere colorazioni dei cromosomi anche molto intense ed « elettive » mediante soluzioni diluitissime di alcuni coloranti (p. es. violetto di genziana) e che tali colorazioni persistono in acqua pura; II. Che il fatto che essi più rapidamente assumono e più difficilmente lasciano quei colori che vengono chiamati nucleari o basici, non significa che essi siano « acidofobi », poichè in soluzioni di coloranti acidi, si colorano egualmente bene ¹⁾; III. Che il colore assunto dai cromosomi è sempre quello stesso della soluzione della sostanza ²⁾.

¹⁾ Cfr. FISCHER '99 p. 98. In alcuni casi è stata anche osservata perfino una acidofilia (cfr. P. DELLA VALLE '11² p. 167). Parimenti nemmeno il citoplasma è realmente basofobo.

²⁾ Per una trattazione molto più ampia dell'argomento cfr. p. es. FISCHER '99 cap. VIII.

La colorabilità dei gel.

Prima di procedere oltre è bene insistere sul fatto che la colorabilità è un fenomeno comune per i colloidi solidi, anche inorganici. Ricorderò a questo proposito specialmente la possibilità di colorazione del Tabaschir (silice colloidale) ¹⁾ e dei gel in generale ²⁾, richiamando l'attenzione specialmente sulla possibilità di ottenere colorazioni di colloidi (p. es. filamenti spontaneamente depositi da soluzione di albume d'uovo ³⁾, tannato di gelatina ⁴⁾ acido silicico colloidale ⁵⁾ con soluzioni di uno dei coloranti più tipici della cromatina, cioè col blu di metilene. È poi del più alto interesse notare che per l'acido siliceo colloidale la colorazione con tale soluzione è tanto più intensa quanto più avanzato era stato il disseccamento ⁶⁾.

La colorabilità dei cristalli colloidali.

Analogamente ai colloidi solidi amorfi si comportano i colloidi cristallizzati. La colorabilità dei cristalli di albuminoidi è un fenomeno costante ⁷⁾ ed è interessante notare che anche corpi endonucleari considerati appunto come cristalloidi da ZIMMERMANN ('93³), possono p. es. colorarsi anche con fucsina basica, saffranina ⁸⁾, ematossilina oltre che con fucsina acida ed altri colori simili.

Fra i cristalloidi extranucleari ricorderò che p. es. i granuli d'amido si colorano anche con saffranina, violetto di genziana, violetto di metile, tionina, verde di metile, cioè con tutti i più reputati colori « elettivi » della cromatina ⁹⁾; chiunque si sia occupato di oogenesi o dei primi momenti dello sviluppo di animali con uova macrolecitiche, sa come tutti i più elettivi fra quelli,

¹⁾ Cfr. ZAMBONINI '07 p. 110.

²⁾ Cfr. BÜTSCHLI '00 p. 302.

³⁾ Cfr. QUINCKE '03¹ p. 501.

⁴⁾ Cfr. QUINCKE '03² p. 64, 70, 87.

⁵⁾ Cfr. QUINCKE '02³ p. 809.

⁶⁾ Cfr. QUINCKE '02³ p. 814-817.

⁷⁾ Cfr. SCHMIDÉ '81 p. 156; LEHMANN '88 I, p. 572; '94 p. 52. Per la colorabilità dei cristalli di zeoliti, cfr. DOELTER '05 p. 173; per quella dei cristalli in generale, cfr. p. 117.

⁸⁾ Anche GIARDINA '05 trova che la saffranina è uno dei coloranti dei cristalloidi da lui osservati.

⁹⁾ Cfr. FISCHER '05.

colorino quasi sempre con intensità molto maggiore le placchette vitelline che i nuclei od i cromosomi delle mitosi.

Natura della colorabilità.

La interpretazione fisica di questi fenomeni non può essere che quella che qui ci troviamo di fronte ad un fenomeno di assorbimento o ad una soluzione solida. Questa del resto è l'interpretazione che si è andata sempre più diffondendo per la massima parte dei fenomeni di colorazione ¹⁾ e che in citologia è stata validamente sostenuta specialmente da FISCHER ('99 cfr. spec. cap. VIII). La colorabilità da soluzioni diluite e la resistenza all'estrazione del colore ²⁾ non sono che casi particolari dei fenomeni di assorbimento specifico ³⁾, nei quali forse entra molto di più il coefficiente di distribuzione ⁴⁾ del colore fra il solvente della soluzione e la sostanza del cromosoma che la carica elettrica delle particelle colloidali del colore, poichè come abbiamo visto, coloranti acidi e basici sono indifferentemente assorbiti.

In questo modo quindi la capacità di colorazione dei cromosomi viene riportata alla stessa causa fondamentale p. es. del rapporto nucleo-cromosomico (cfr. p. 147-148), cioè alla capacità di assorbimento, dovuta, come per tutti i colloidi solidi, alla loro struttura micellare.

Ma accettando questo ordine di idee cadono pure molte illusioni che la colorabilità dei cromosomi ha fatto sorgere ed ha alimentato. E prima di tutto l'illusione che con i metodi di colorazione attuali, noi avessimo a nostra disposizione dei veri reattivi microchimici ⁵⁾, giacchè, come abbiamo visto, si colorano le più diverse cose in modo identico e con l'identico colore della soluzione.

Così pure non hanno base le discussioni sull'esistenza o non esistenza di mutamenti chimici della cromatina durante il ciclo

¹⁾ Cfr. spec. WITT '91. Per la bibliografia più recente cfr. p. es. FISCHER '99, HEIDENHAIN '07 pag. 118-121 e WOLF. OSTWALD '10 p. 403.

²⁾ Cfr. p. es. FREUNDLICH e NEUMANN '09.

³⁾ Cfr. p. es. WOLF. OSTWALD '10 p. 420-1.

⁴⁾ Per l'analisi dei fenomeni di assorbimento di corpi sciolti da parte di colloidi solidi, cfr. VAN BEMMELEN '96 e numerosi lavori successivi.

⁵⁾ Cfr. p. es. RHODE '03 e le critiche mosseggi da TELLYESNITZKY '05 p. 328; MACALLUM '91 e '08 p. 584 e le critiche mosseggi da GILSON '92.

mitotico fondate sulla variazione della colorabilità ¹⁾, poichè interpretando questa come effetto di assorbimento, tanto maggiore quanto maggiore è la compattezza della struttura micellare, anche una quasi completa assenza di colorabilità è perfettamente concepibile senza che sia necessario ammettere nessun mutamento chimico ²⁾ o mutamento di massa ³⁾. Nè d'altra parte granuli colorabili nel nucleo a riposo come i cromosomi sono per questa ragione da considerare come cromosomi o parti di cromosomi persistenti, poichè non si può dire altro che essi sono corpuscoli o « nuvole » colloidali che hanno assorbito quel colore ⁴⁾. Dato ciò, che necessità o quale argomento vi è per sostenere con HÄCKER (cfr. p. es. '07) VEJDOWSKY ('09 p. 74) ed altri, una « Achromatinerhaltungshypothese » ideata per conciliare con la non colorabilità di strutture nel nucleo a riposo la teoria individualistica che in fondo non ne riceve aiuto?

Così pure, se la colorabilità, cioè l'assorbimento del colorante è funzione della densità della sostanza assorbente nel cromosoma è molto più semplice vedere nell'aumento progressivo della compattezza della struttura micellare, che risulta da tutti gli altri fenomeni della morfologia della cromatina, la causa di questo fenomeno, anzichè con LILLIE '05, GALLARDO ed altri cercarla in un ipotetico aumento della carica elettrica dovuta ad un'ancor più ipotetica maggiore emissione di idrogenioni, specialmente quando tale ipotesi contraddice agli stessi risultati che si possono ottenere con le colorazioni sulle quali appunto prevalentemente si fondava.

E tra le altre cade anche l'incredibile ipotesi emessa, ahimè, sul serio, da STRASBURGER ('05 p. 193), che cioè l'impregnamento dei cromosomi con sostanze fortemente tingibili potesse servire allo scopo « der Ernährung der Pangene »!

Possibili studi ulteriori.

Se questo ordine di idee è esatto, ricerche quantitative dirette a determinare la velocità di assorbimento di un determinato colorante in funzione dello stadio delle mitosi e della concentrazione

¹⁾ Cfr. p. es. HENKING '92 p. 206-211.

²⁾ Cfr. P. DELLA VALLE '09 p. 107 nott.

³⁾ Cfr. BERTHOLD '86 p. 191.

⁴⁾ Questo appunto deve essere il caso nell'aumento notevole di colorabilità di nuclei in degenerazione, dove però è realmente probabile che abbiano importanza metamorfosi chimiche della sostanza nucleare.

della soluzione adoperata, potrebbero forse portare a qualche interessante risultato per la conoscenza delle leggi con le quali varia la struttura dei cromosomi durante la loro esistenza.

Così pure in questo capitolo rientrerebbe un altro studio che pure si potrebbe tentare a questo scopo, nel caso che la cromatina avesse la proprietà di colloide protettivo (Schutzkolloide), determinandone il numero d'oro (ZSIGMONDY), che in questo caso dovrebbe essere trasformato nel senso di determinare la concentrazione di una soluzione di cloruro di sodio necessaria per provocare nel nucleo o nei cromosomi il cambiamento di colore di una soluzione colloidale di oro nei diversi momenti della mitosi. Ciò sarebbe un dato interessante perchè, come è noto (cfr. ZSIGMONDY '05 e MENZ '08) è questo un altro carattere che varia col variare della dispersità del colloide, e varia anche notevolmente dallo stato amorfo allo stato cristallizzato (cfr. WOLF, OSTWALD '10 p. 493).

7. I caratteri ottici dei cromosomi.

L'indice di rifrazione.

In generale i cromosomi si vedono sul vivo (benchè diversamente bene nei varii casi) per la differenza dell'indice di rifrazione loro rispetto al mezzo nel quale si trovano immersi. Sembra anche che si possa affermare con gli argomenti riportati a p. 42 per il nucleo a riposo, che essi abbiano indice di rifrazione maggiore dell'ambiente citoplasmatico, come risulta anche dalle figure di mitosi osservate nel vivo, che riproducono sempre l'aspetto dei cromosomi con un semplice alone scuro periferico ¹⁾. Si può anche affermare che la visibilità dei cromosomi è di regola maggiore di quella del nucleo profasico, ciò che è in ottimo accordo con quanto abbiamo già detto intorno alla progressiva concentrazione della cromatina ed alla progressiva differenziazione delle due fasi in presenza nei processi di smescolamento.

Il significato dell'opacità alla luce ultravioletta.

Fino ad otto anni fa si sarebbe potuto affermare anche che i cromosomi, oltre ad essere trasparenti fossero anche incolori,

¹⁾ Cfr. spec. FLEMING '82 tav. 6; v. anche JOLLY '04.

giacchè all'osservazione microscopica così appunto ci si dimostrano. Ciò però ora non è più esatto scientificamente, poichè, incolori dal punto di vista fisico possono essere considerati solo quei corpi che non presentano bande di assorbimento in nessun punto dello spettro, ed invece, le esperienze di KÖHLER ('05) che hanno dimostrato che la cromatina è opaca alla luce della lunghezza d'onda di 275 μ , provano appunto l'esistenza di una banda di assorbimento almeno in quella regione dello spettro.

Le osservazioni fotografiche di KÖHLER '05 p. 299 tav. 2 fig. 5, di GRAWITZ e GRÜNEBERG '06, di SCHRÖTTER '06, hanno dimostrato che anche i nuclei vivi durante il periodo intercinetico hanno opacità abbastanza notevole ma non uniforme per questa luce ultravioletta.

Tale opacità varia anche secondo la natura delle cellule (cfr. GRAWITZ e GRÜNEBERG '06), in modo che secondo SCHRÖTTER si può affermare che essa è proporzionale alla densità della cromatina. Le splendide fotografie di mitosi eseguite con questo metodo pubblicate da KÖHLER ('05 tav. 2 fig. 6 e 7), che disgraziatamente si riferiscono a materiale fissato in acido cromoico, e quelle molto inferiori tecnicamente, ma prese dal vivo, pubblicate da SCHULZE ('09 tav. 2 fig. 2), provano sufficientemente che anche l'opacità della cromatina alla luce di 275 μ , si deve probabilmente comportare durante la mitosi analogamente alla loro colorabilità precedentemente esaminata, cioè deve andare aumentando dal nucleo a riposo ai cromosomi metafasici.

Ricorderò, per la grande analogia morfologica tra le due formazioni, che, fra le strutture che sono state studiate con questo metodo, anche nelle miofibrille i dischi anisotropi, parallelamente ad una colorabilità quasi perfettamente identica a quella dei cromosomi, presentano, come questi, fortissima opacità a tale luce ultravioletta (cfr. MEIGS '08).

L'esistenza di una banda di assorbimento in questa regione dello spettro non ha nulla di strano quando si consideri che frequentissimamente soluzioni colloidali ¹⁾ specialmente di albuminoidi ²⁾ presentano una notevolissima opacità alla luce ultravioletta, nè la probabile esistenza di uno spostamento di tale banda

¹⁾ (Tr. p. es. COURMONT e NOGIER '00.

²⁾ SORET '83.

dal nucleo a riposo ai cromosomi metafasici può essere considerato come indice di avvenute variazioni chimiche ovvero della verificazione nel nucleo intercinetico di una dissociazione molecolare ¹⁾, fenomeni che, come è noto, sono le cause principali dei cambiamenti di colore dei corpi. Già basterebbero a dimostrarlo gli spostamenti delle bande di assorbimento di una stessa sostanza anche solo per variazioni del solvente ²⁾, o della sua stessa concentrazione ³⁾, ma il fenomeno diviene addirittura prevedibile considerando che gli studii recenti hanno dimostrato che il colore nei colloidi solidi varia per effetto del rigonfiamento, proporzionalmente alla quantità del liquido assorbito ⁴⁾, che il colore delle soluzioni colloidali è funzione del grado della dispersità della fase dispersa ⁵⁾ e varia specialmente per l'associazione di particelle precedentemente isolate ⁶⁾.

In questo modo, con casuali, temporanee ed insignificanti aggregazioni di una quantità maggiore o minore di granuli colloidali, ora in un punto ed ora in un altro del nucleo a riposo, si spiega come anche quelle trabecole o coaguli di varia forma che si possono anche colorare nei preparati fissati, compaiano nelle fotografie a luce ultravioletta anch'essi come più o meno completamente opachi. L'opacità grande dei cromosomi a questa luce ultravioletta, è quindi anch'essa nuovo argomento per concludere che essi rappresentano solo un grado diverso di dispersità di un colloide.

Esiste un'anisotropia ottica dei cromosomi?

Dato ciò che abbiamo detto intorno alla quasi sicura struttura anisotropa dei cromosomi a proposito della loro forma, sarebbe stato a priori prevedibile che essi anche otticamente si dovessero comportare in modo anisotropo ⁷⁾. Invece, per quanto sia difficile

1) Cfr. p. es. NERNST '09 p. 385-6.

2) Cfr. p. es. NERNST '09 p. 345.

3) BECQUEREL '86 p. 107-8.

4) LEICK '04. ZSIGMONDY '05 p. 113 ha trovato che aggiungendo dell'idrosol rosso di oro a della gelatina, questa disseccandosi diventava bleu e ritornava rossa sciogliendola di nuovo.

5) ZSIGMONDY '05 cap. XI p. 113-115 e SCARPA '08.

6) ZSIGMONDY '05 p. 175-6; SVEDBERG '09 p. 249-251.

7) L'anisotropia di struttura nella direzione longitudinale e nelle trasversali, ad angolo retto fra di loro, che abbiamo dedotta dallo studio della forma dei

determinare l'esistenza di gradi molto probabilmente lievissimi di anisotropia ottica per corpi così piccoli e da osservare sul vivo ¹⁾ con grandi cautele, pure non si può fare a meno di notare che se RETZIUS ('82), ERRERA ('90) ed ENGELMANN ('06 p. 718-9) hanno concordemente ed indipendentemente affermato, di aver trovato isotropi i cromosomi a luce polarizzata, ciò significa che se una anisotropia ottica invece esiste, questa deve essere così lieve da essere potuta sfuggire ²⁾ alle osservazioni abbastanza fuggevoli di questi autori pei quali il fatto non aveva una importanza notevole. Del resto è tutt'altro che improbabile che tale debolissimo grado di anisotropia esista, quando si consideri che formazioni citologiche quali le miofibrille ³⁾ ed i filamenti assili della coda degli spermatozoi (ENGELMANN '06 p. 695, MACKINNON e VLÈS '08) che hanno tanti altri punti di somiglianza di comportamento con i cromosomi, sono anch'essi birifrangenti. ENGELMANN ('06) è giunto perfino ad affermare che ogni orientamento regolare delle particelle del protoplasma, specialmente se capace di contrarsi, deve avere anisotropia ottica essendo questo il carattere delle particelle elementari che lo costituiscono, e considera il comportamento isotropo complessivo che di solito si osserva, come dovuto solo alla irregolare disposizione di quelle. L'avvenire dirà quanto vi sia di vero in questa dottrina che tanto ricorda la concezione di VON WEIMARN dello stato cristallino fondamentale della materia in generale e dei colloidi in modo speciale, ma è sempre da ricordare in questi studi che non saranno mai troppe le cure prese per evitare illusioni ed errori facilissimi per la debolezza dell'anisotropia, per i fenomeni ottici dovuti ai mezzi torbidi e per quelli di spolarizzazione ⁴⁾.

cromosomi, rende poco probabile che si abbia a che fare con corpi elasticamente anisotropi ma otticamente isotropi, cioè appartenenti al sistema cubico. È da ricordare a questo proposito però che esistono anche cristalli fluenti (p. es. l'ioduro d'argento: LEHMANN '03 p. 315-316) ed anche cristalli di albuminoidi (SCHIMMER '81, QUINCKE '03 p. 502 e 501) appartenenti a tale sistema.

¹⁾ Si comprende che osservazioni fatte su preparati fissati non potrebbero avere alcun valore, sia che il risultato fosse favorevole sia che fosse contrario all'esistenza di una anisotropia ottica.

²⁾ Per la grande difficoltà di ottenere risultati attendibili sull'esistenza o no di deboli gradi di anisotropia ottica per oggetti troppo piccoli, cfr. APATHY '96 p. 279.

³⁾ Cfr. spec. ENGELMANN '06.

⁴⁾ Cfr. spec. VLÈS '08 e '11; MACKINNON e VLÈS '08.

Debolezza e variabilità dell'anisotropia ottica dei cristalloidi.

Del resto, come l'anisotropia ottica può non significare struttura cristallina nello stretto senso della parola (anisotropia ottica dei colloid solidi meccanicamente deformati ¹⁾, anche solo per azione del disseccamento ²⁾, così anche è perfettamente possibile che una sostanza capace di presentarsi sotto forma in realtà otticamente anisotropa possa invece presentarsi anche sotto forme che hanno sempre meno tale carattere e giungere perfino ad essere perfettamente isotrope. Ricorderò p. es. ³⁾ che precipitati di Ca CO_3 prodotti in determinate condizioni, possono per lungo tempo presentarsi isotropi ⁴⁾, e specialmente che i cristalloidi ⁵⁾ di albuminoidi hanno doppia rifrazione debolissima e variabile e specialmente cambiano profondamente le loro proprietà ottiche col variare del grado del rigonfiamento in modo che p. es. possono passare in modo continuo da una doppia rifrazione positiva ad una negativa passando per uno stato isotropo ⁶⁾. Interessantissime a questo proposito sono le osservazioni ultramicroscopiche di GAIDUKOW ('06³ p. 586) che parallelamente al rigonfiamento dei granuli d'amido notò nel loro interno un progressivo disordinamento delle micelle, mentre ancora la forma generale e la stratificazione erano conservate.

Ognuno comprende quindi come sia perfettamente concepibile anche senza dover necessariamente pensare al sistema cubico, che cristalloidi di dimensioni anche molto maggiori dei cromosomi, come i granuli di vitello possano essere stati trovati da alcuni autori birifrangenti ⁷⁾ e da altri isotropi ⁸⁾, e come non sia piccolo

¹⁾ Cfr. p. es. ENGELMANN '06

²⁾ Cfr. p. es. QUINCKE '03¹ p. 498.

³⁾ La possibile pseudoisotropia dei cristalli liquidi non ha a che fare con questi fenomeni.

⁴⁾ QUINCKE '02¹ p. 704.

⁵⁾ Anche le zeoliti col variare dell'idratazione subiscono mutamenti continui nelle loro proprietà ottiche (cfr. ZAMBONINI '05 p. 365 e '08 p. 107).

⁶⁾ SCHIMPER '81 p. 135; WICHMANN '90 p. 588; MICHEL '95 p. 117; QUINCKE '02² p. 39-40. Non è quindi punto giustificato ciò che afferma WINIWARTER ('12 p. 109-110), cioè che l'esistenza di una anisotropia ottica sia la prova decisiva per affermare o negare che una data formazione sia un cristalloide.

⁷⁾ RADIKFOER '58 p. 532-3; SCHIMPER '81 p. 147; CERRUTI '06 p. 65.

⁸⁾ Cfr. VALENCIENNES e FRÉMY '54 p. 481; RÜCKERT '99 p. 586 WALDEIER '01 p. 245.

il numero dei cristalloidi isotropi ¹⁾, mentre invece, per sostanze chimicamente così complesse il sistema cubico deve essere considerato come probabilmente eccezionale ²⁾.

Comportamento dei cromosomi in un campo magnetico.

Ciò che abbiamo detto per l'anisotropia ottica vale naturalmente pure per i risultati delle esperienze di HERMANN e di ERRERA ('90) che, mossi probabilmente dalla nota analogia dell'andamento delle linee di forza in un campo magnetico con quello delle fibre acromatiche del fuso, cercarono di vedere se fosse possibile con un campo magnetico potente influenzare le mitosi. La risposta negativa data dagli esperimenti (seguiti del resto sul vivo), riguarda certo prevalentemente più l'andamento e la posizione del fuso acromatico e della mitosi in generale anziché l'orientamento dei cromosomi ³⁾, unico fatto che ci interessa perchè presentato in grado più o meno notevole dalle sostanze naturalmente o artificialmente ⁴⁾ anisotrope ⁵⁾.

¹⁾ Cfr. p. es. SCHIMPER '81; WIEGAND '87; EBNER '01; REICHERT e BROWN '09 p. 139.

²⁾ Cfr. RETGERS '94.

³⁾ Per i cristalli fluenti cfr. LEHMANN '06² p. 604; per quelli liquidi cfr. WARTENBERG '11.

⁴⁾ Per l'orientamento in un campo magnetico di lamine di gelatina rese artificialmente anisotrope, cfr. AMBRONN '91.

⁵⁾ È da ricordare a questo proposito anche che secondo MACALLUM ('91) la cromatina nucleare conterrebbe notevole quantità di ferro combinato.

8. Il comportamento dei cromosomi in un campo elettrico

Limiti dell'analisi.

La questione dell'influenza dell'elettricità sui cromosomi non entra nella presente trattazione della morfologia della cromatina dal punto di vista fisico (la quale, come abbiamo detto nell'introduzione, non si propone l'analisi delle cause del ciclo mitotico) se non in quanto è stato affermato che fenomeni dovuti a cariche elettriche abbiano una importanza nella determinazione di ordinamenti speciali della cromatina nel nucleo a riposo e di speciali deformazioni che possono essere artificialmente prodotti nei cromosomi ¹⁾.

Poichè però è proprio questo l'unico argomento per il quale da varii autori è stato tentato di applicare i concetti e i metodi chimicofisici allo studio del ciclo della cromatina, non sarà inutile fermarsi un poco a discutere la vera portata delle notizie finora pubblicate in proposito. Ciò è tanto più necessario in quanto da una parte coloro che si sono occupati dell'argomento non sempre hanno avuta la necessaria competenza tecnica nè hanno usata la indispensabile autocritica nella valutazione dei risultati ottenuti, e dall'altra perchè già cominciano i segni che mostrano come gli infiniti costruttori delle spiegazioni della meccanica della cariocinesi, credono di poter trovare proprio nei risultati finora ottenuti, ancora contraddittorii e insicuri, argomento in un senso o in un altro per le loro perniciose fantasticherie antiscientifiche.

I fattori della cataforesi.

Diversamente da ciò che abbiamo fatto nei precedenti capitoli, dove si trattava di spiegare dei fatti certamente reali, qui dove si tratta dell'interpretazione di risultati sperimentali è bene invece richiamare alcune notizie di chimicofisica sulla cataforesi elettrica prima di esporre i dispositivi sperimentali adoperati per

¹⁾ La questione dei fenomeni e delle cause della migrazione dei cromosomi nella cellula durante la cariocinesi non rientra in questo studio che si occupa solo della morfologia della cromatina e nemmeno vi rientrano i fenomeni del mutuo ordinamento dei cromosomi.

constatare se un tale fenomeno si verificasse anche per i cromosomi e discutere quindi i risultati ottenuti.

La legge fondamentale di questi fenomeni di trasporto elettrico che non si sarebbe mai dovuta dimenticare, ma che invece si può dire che sia stata sempre dimenticata, è che *la velocità di migrazione delle particelle in un campo elettrico è direttamente proporzionale alla caduta di potenziale per centimetro ed inversamente proporzionale alla viscosità del mezzo nel quale si debbono spostare*¹⁾. È bene insistere dunque sul fatto che l'intensità della corrente non ha nessuna importanza in questo fenomeno, mentre è essa il fattore fondamentale dei fenomeni elettrolitici, come pure sull'altro che enorme è l'influenza che la viscosità del mezzo può esercitare.

I valori assoluti di migrazione.

Un altro fatto da ricordare è quello dell'ordine di grandezza della velocità di migrazione che è lecito aspettarsi.

Per i suspensoidi pei quali sono state fatte le più accurate determinazioni quantitative, ricorderò che COTTON e MOUTON '06 p. 146 determinarono la velocità di migrazione dell'argento colloidale *in acqua purissima* e trovarono che questa raggiunge in media circa μ 3,5 a secondo per una caduta di potenziale di un volta per centimetro. Anche SVEDBERG ('07 p. 146-155) in condizioni analoghe per l'argento colloidale ha trovato un valore massimo di 2 μ a secondo e ROLLA ('09) per l'oro e il platino colloidale trova pure un valore medio di migrazione di μ 2,5 a secondo, sempre per una caduta di potenziale di un volta per centimetro. Si può anche affermare²⁾ che non ha influenza sensibile sulla velocità di migrazione la grandezza delle particelle sospese sottoposte a cataforesi; difatti fin dal 1861 QUINCKE ot-

$$1) \quad u = \frac{\varepsilon \cdot H \cdot D}{4 \pi \eta}$$

dove u è la velocità di migrazione cataforetica, ε la differenza di potenziale fra la fase dispersa ed il mezzo di dispersione, H la caduta di potenziale del campo elettrico adoperato, D la costante dielettrica del mezzo di dispersione, η la viscosità di questo (cfr. p. es. FREUNDLICH '10 p. 229). Gravissime però sono le anomalie che si verificano specialmente per le particelle di emulsoidi in prossimità degli elettrodi.

2) Cfr. p. es. SVEDBERG '07 p. 117-8; WOLF, OSTWALD '10 p. 241; FREUNDLICH '10 p. 234.

tenne per le spore di licopodio una velocità di 3 μ . e COEN e BARRAT ('05) per i parameci morti μ 1,7 a secondo per volta per centimetro, sempre in acqua distillata.

Comportamento delle emulsioni e degli emulsoidi.

Ma questi dei suspensoidi (per la stabilità dei quali come è noto hanno tanta parte i fenomeni elettrici) sono di molto i valori massimi di migrazione. Senza parlare della velocità di migrazione degli ioni gassosi nei gas dove alcune esperienze sembra che indichino velocità di migrazione molto minori nonostante la viscosità enormemente minore dell'aria rispetto a quella dell'acqua, è da notare soprattutto che le emulsioni e gli emulsoidi, quali sono i corpi coi quali abbiamo a che fare, hanno una differenza di potenziale rispetto al mezzo di dispersione debolissima o nulla.

Per le emulsioni propriamente dette, specialmente quando notevole è la differenza di composizione fra le due fasi liquide in presenza, qualche risultato è stato ottenuto (cfr. p. es. BOTTAZZI '09²; Mc LEWIS '09¹; VAN DER VEN '09; FANTO e STRITAR ('10; ma per gl'intorbidamenti critici FRIEDLÄNDER ('92, '01) non è riuscito ad ottenere nessun accenno di cataforesi nemmeno con una caduta di potenziale di 3200 volta per centimetro ¹⁾ ed infine scarsa, nulla o variabile è la cataforesi di emulsoidi tipici come p. es. di soluzioni colloidali di amido, glicogeno, gelatina, agar, acido silicico ²⁾ e PAULI ('06) per alcune soluzioni colloidali di albumina non ha trovato nessuna cataforesi anche con notevoli cadute di potenziale.

In intima relazione con questi fatti sta la crescente sfiducia nella teoria di HARDY e di BREDIG che vede nella carica elettrica delle particelle del dispersoide la causa della loro stabilità ³⁾, specialmente per ciò che riguarda gli emulsoidi ⁴⁾. Ciò è stato do-

¹⁾ Per la non esistenza di una cataforesi per la fase torbida dei liquidi cristallini cfr. DOELTER '05 p. 12.

²⁾ Cfr. p. es. HARDY '05; COTTON e MOUTON '06 p. 122; HOEBER '06 p. 214 e 243; BOTTAZZI '09¹; WOLF. OSTWALD '10 p. 103-9, 233, 241-2; FREUNDLICH '10 p. 405.

³⁾ È da ricordare anche a questo proposito che è stato dimostrato che una caduta di potenziale di 40000 volta per pochi centimetri non produce nessuna accelerazione sensibile del processo di cristallizzazione.

⁴⁾ Cfr. p. es. FREUNDLICH '10 p. 456-160.

vuto specialmente alle esperienze di BILLITZER ('03) della possibilità di diminuzione invece che di aumento della stabilità di soluzioni colloidali col crescere delle differenze di potenziale fra la fase dispersa e il mezzo di dispersione, a quelle che hanno provato che emulsoidi resi artificialmente isoelettrici col mezzo di dispersione non per questo precipitano, ovvero che è possibile provocare variazioni di dispersità e coagulazioni con mezzi che non agiscono certo per azioni elettriche (p. es. alcool, adsorbimenti alla superficie di corpi solidi, liquidi e gassosi, sali neutri) ¹⁾ ed a numerosi altri fenomeni che si riattaccano a questi.

Cause di errori nelle esperienze di cataforesi endocellulare.

Per la questione della possibilità di una cataforesi dei cromosomi, dobbiamo quindi considerare: I. Che la carica elettrica delle particelle di un emulsoide è, per ciò che abbiamo ora detto, di solito molto minore di quella delle particelle di un suspensoide; II. Che la viscosità del protoplasma deve certo raggiungere valori varie migliaia di volte superiori a quelle dell'acqua purissima nella quale avvenivano gli spostamenti misurati per le particelle degli idrosol metallici ²⁾, III. Che il protoplasma è esso stesso una soluzione colloidale ai limiti della solidità, e che quindi come i gel dovrebbe tendere anch'esso a spostarsi in massa in un campo elettrico: donde deriva che la velocità di spostamento di una determinata particella nell'interno di esso per effetto di una caduta di potenziale, dovrebbe essere solo eguale alla differenza fra la velocità sua e quella del resto del protoplasma.

Si comprende quindi come, nel caso che ci interessa, anche con una caduta di potenziale di molte decine di volta per centimetro fatta agire per molti minuti primi non sia prevedibile uno spostamento realmente cataforetico dei cromosomi maggiore di pochissimi μ . e come questo possa essere completamente mascherato dai fenomeni dovuti al semplice effetto delle correnti ci-

¹⁾ Cfr. p. es. WOLF. OSTWALD '10 p. 25-7, 263, 279.

²⁾ Si può dedurre ciò specialmente dal fatto che è eccezionale osservare movimento Browniano di particelle immerse proprio del citoplasma (cfr. anche p. 16-17). Ora solo valori di τ circa mille volte maggiori di quello dell'acqua purissima, annullano il movimento Browniano (cfr. p. es. FREUNDLICH '10 p. 327). Anche solo per questa sola ragione la velocità cataforetica nel citoplasma dovrebbe essere un migliaio di volte inferiore ai valori sopra citati.

toplasmatiche che, in condizioni perfettamente fisiologiche, raggiungono spontaneamente valori molto maggiori (cfr. FISCHER '99 p. 254) e che debbono raggiungere velocità relativamente enormi allorchè sono causate da notevoli fenomeni di diffusione o variazioni locali di tensione superficiale.

Le esperienze fatte.

Premesso tutto ciò, esaminiamo quali sono le notizie obbiettive finora esistenti intorno a questo argomento, limitandoci solo a quelle che sono constatazioni dirette di alterazioni e spostamenti prodotti nei cromosomi per azione di un campo elettrico, cioè non considerando gli studii (p. es. di Roux, Rossi ed altri) sull'esistenza o non di un'azione direttrice della direzione del campo elettrico sui fenomeni di divisione cellulare specialmente delle uova, pei quali dovrebbero entrare in discussione anche numerosi altri elementi.

Le esperienze di GALEOTTI.

I primi studii ed anche i primi risultati e, come vedremo, quelli che ancora restano i risultati più interessanti e attendibili, sono stati quelli di GALEOTTI ('96). Egli studiò l'azione: I. della corrente continua di una DANIELL (p. 206); II. della corrente alternata di alta tensione data dal secondario di una slitta di DUBOIS-REYMOND nel circuito primario della quale passava la corrente sopra indicata; III. della stessa corrente del circuito secondario, ma lasciando passare solo la corrente di chiusura, in modo cioè da ottenere altissime differenze di potenziale (non misurate) non continue, ma dirette sempre nella stessa direzione ed una intensità minima di corrente. Il materiale usato era l'epitelio cutaneo di Salamandra, in rigenerazione per lesioni prodotte a questo scopo.

I risultati furono quali erano prevedibili dato ciò che abbiamo detto, cioè: I. La corrente continua di una certa intensità ma con minima differenza di potenziale non produceva sui cromosomi alterazioni che potessero essere considerate specifiche ('96 p. 206). II. La corrente alternata del secondario sembrava che annullasse la possibilità di produzione di cariocinesi e quindi non dava risultati ('96 p. 212). III. Solo invece il terzo dispositivo che meglio degli altri realizzava le condizioni per poter ottenere effetti cataforetici nel protoplasma per l'altissima tensione adoperata e la piccolissima

intensità, diede infatti una alterazione della cariocinesi che, come ho detto, si deve considerare come l'unico fatto realmente positivo finora ottenuto in proposito. È questa rappresentata dalla sua fig. 21 (GALEOTTI '96 tav. 6), che rappresenta una anafase precoce, vista di lato, con cromosomi di lunghezza progressivamente crescente da una estremità all'altra ed anche progressivamente inclinati verso una direzione perpendicolare all'asse del fuso, e quindi perpendicolare anche a quella che in tale stadio avrebbero dovuto assumere. Di un vero spostamento non era il caso di parlare, ma piuttosto di una tendenza ad un determinato orientamento ¹⁾.

Le esperienze di LILLIE.

Parecchi anni dopo, LILLIE ('03) faceva alcune esperienze sulla cataforesi di cellule isolate immerse in una soluzione di zucchero (ed in condizione quindi tutt'altro che fisiologiche) ed otteneva migrazioni tanto in un senso quanto in un altro, ma, invece di interpretare ciò, come sarebbe stato più naturale, quale effetto di accidentale maggiore possibilità di concentrazione nelle varie cellule di anioni o di cationi di sali diversi l'A. credette ciò dovuto alla prevalenza nei diversi casi della massa del nucleo o del citoplasma che suppose avere caratteri elettrici opposti. Partendo da queste esperienze e dall'analogia formale fra la disposizione mutua dei cromosomi e quella dei magneti fluitanti mutuamente respingentisi delle esperienze di MAYER che servono per la realizzazione sperimentale delle idee di THOMSON sui rapporti mutui degli elettroni nell'atomo, e sulla teoria elettrica della stabilità dei colloidi sopra ricordata, l'A. suppose in seguito (LILLIE '05) che appunto i cromosomi si respingessero per azione delle cariche elettriche che ne avrebbero permesso la permanente separazione.

Le esperienze sulle radici di monocotiledoni.

In seguito a questi risultati, controllare gli studi di GALEOTTI su materiale più opportuno tecnicamente e con più opportuni di-

¹⁾ L'opinione dell'A. è che si tratti di fenomeni passivi da contrazione del citoplasma, e questo è certo un fattore che non si deve dimenticare nè si può escludere. Per una disattenzione dell'autore non è possibile conoscere la posizione dei poli, essendo affermato a p. 214 che le estremità dei cromosomi nella fig. 21 sono dirette verso il polo positivo ed a p. 219 nella spiegazione delle figure è detto invece che esse sono dirette verso il polo negativo.

spositivi era certamente interessante. A questo scopo, avendomi il Prof. GALEOTTI proposto di riprendere in collaborazione con lui tale argomento, nel 1907, gli indicai, come oggetto che tipicamente si sarebbe prestato a questo scopo, gli apici radicali delle monocotiledoni, dai grandi cromosomi e dalle mitosi quasi costantemente orientate in modo assile. Per circostanze varie, di tale lavoro in collaborazione non si fece più niente; ma, nel 1909, vidi comparire, nel Volume 28 dell'Archiv für Entwicklungsmechanik, un lavoro del Sig. PENTIMALLI fatto nell'Istituto diretto dal Prof. GALEOTTI in cui veniva appunto esaminato questo argomento con esperienze fatte sul materiale da me consigliato.

Mi dispiace però di dover dire che l'argomento non è stato trattato con la preparazione e la serietà necessaria, sia dal punto di vista sperimentale che da quello citologico-descrittivo. Dal punto di vista sperimentale il P. ha fatto agire certamente sulle cellule in questione differenze di potenziale minime, che non potevano essere ivi capaci di produrre nessun sensibile trasporto elettrico per le ragioni precedentemente dette. Ma, da tutto il lavoro risulta pure che egli non si è mai ricordato della legge fondamentale della cataforesi, che abbiamo sopra citata, perchè ci dice le intensità di corrente adoperate nelle diverse esperienze ma non indica *mai* quale fosse stata, sia pure approssimativamente, la caduta di potenziale per centimetro.

Un'altra osservazione di natura diversa da fare al dispositivo sperimentale è quella di aver preferibilmente fatto agire il campo elettrico proprio secondo l'asse delle radici, cioè secondo l'asse dei fusi mitotici, in modo che, se modificazioni dell'orientamento dei cromosomi si fossero verificate, queste non sarebbero state sensibili, mentre il vantaggio di tale materiale è appunto quello di permettere, su sezioni trasversali, di osservare l'orientamento possibile dei cromosomi p. es. nella piastra equatoriale metafasica normalmente all'asse del fuso.

Dato ciò era prevedibile che nessun trasporto elettrico il P. dovesse poter osservare; e difatti nessun trasporto elettrico ha osservato nè per la cromatina nucleare nè per i cromosomi. Si può notare però che egli disegna alcuni cromosomi di qualche mitosi trasportati intatti attraverso due o tre cellule con pareti cellulari cellulosiche intatte, quasi si fosse trattato di proiettili di acciaio che fossero passati attraverso una parete di caucciù, e ne conchiude ad

una carica elettrica dei cromosomi che andrebbe crescendo dalla profase alla metafase. Ma è inutile badarvi, perchè chiunque conosca ciò che può avvenire in un tessuto ricco di mitosi quando si fanno sezioni con un rasoio che non tagli bene, giudica da sé stesso, dalle figure di PENTIMALLI, che nel suo caso si tratta, è vero, di trasporto dei cromosomi, ma non già di trasporto elettrico, bensì di trasporto meccanico.

Questa conclusione, del resto, è stata già espressa chiaramente anche da Mc CLENDON '10 che, anche sullo stesso materiale, ha ripreso questi studi di cataforesi. Benchè nemmeno questo autore dia indicazioni precise sulla caduta di potenziale per centimetro del campo elettrico adoperato nelle sue esperienze e si preoccupi invece anche lui solo dell'intensità della corrente, pure per il solo fatto che l'A. aveva un po' più di pratica di tecnica microscopica elementare di PENTIMALLI, ha dovuto concludere che caso mai, con la mitosi la carica elettrica doveva diminuire, perchè proprio i cromosomi erano quelli che nelle sue esperienze non si muovevano ¹⁾ se non si sostituiva all'azione dell'elettricità quella del rasoio!

E dire che c'è stato chi (ENRIQUES '10 p. 194) ha creduto di tirare delle conseguenze da un aumento di carica elettrica dei cromosomi dal nucleo a riposo alla metafase, dimostrato in questo modo!

Mc CLENDON per conto suo crede che una cataforesi dei granuli nel nucleo a riposo sia invece dimostrata dai suoi esperimenti, avendo trovato una loro concentrazione più in quella parte del nucleo rivolta verso uno degli elettrodi che in quella opposta. Certamente le sue osservazioni hanno maggior verosimiglianza, anche perchè questo sarebbe ciò che la teoria elettrica della stabilità delle soluzioni colloidali richiederebbe, trattandosi di particelle più altamente disperse. Credo però che anche per ciò che riguarda i suoi risultati (e per quelli analoghi ottenuti precedentemente da FAURÉ FRÉMIET '09 p. 55-6 e '11 p. 194) si debba andare molto guardinghi prima di risolversi a interpretarli proprio come fenomeni dovuti a semplice trasporto elettrico, perchè l'azione di una corrente elet-

¹⁾ In ottimo accordo con questo risultato sta ciò che abbiamo precedentemente detto intorno alla non esistenza di una acidofobia nella colorabilità dei cromosomi

trica di intensità ancora sensibilmente notevole per la delicatezza delle strutture che traversa, in un sistema così complesso può provocare spostamenti molto più notevoli che per azione cataforetica per fenomeni secondari di elettrolisi ¹⁾ e per variazioni di tensione superficiale delle diverse parti, che si sovrappongono certo al fenomeno che si desidererebbe studiare e, se esiste, lo mascherano. Ciò viene spontaneo alla mente quando si consideri che le alterazioni ottenute da Mc CLENDON somigliano molto a quelle stesse che si osservano quando si fanno senza troppe precauzioni i passaggi di liquidi che la tecnica microscopica richiede, passaggi che, per i bruschi fenomeni di diffusione che producono, danno origine non raramente ad aspetti del contenuto nucleare simili a quelli della sinapsi.

In prova di ciò si può anche notare il fatto che nelle cellule in cui si poteva osservare nel nucleo tale addensamento del contenuto verso una determinata estremità, verso quella estremità stessa della cellula si poteva costantemente notare un forte addensamento citoplasmatico ²⁾.

Altre esperienze.

Le considerazioni fatte per le esperienze di Mc CLENDON valgono anche per quelle di CONKLIN ('10) che, sottoponendo le uova di *Crepidula plana* ad una debole corrente elettrica, di cui però non dà le misure, ottenne in alcuni casi spostamenti del nucleo nell'interno del citoplasma, ciò che invece nelle esperienze di Mc CLENDON non si osservava.

A questi studii si riattaccano certo anche quelli di DELAGE ('08) sulla partenogenesi sperimentale per azione di cariche elettriche, e i numerosi studii sull'azione dei raggi RÖNTGEN e del radio sulle

¹⁾ Parlano in favore di ciò anche l'influenza dell'intensità della corrente sul risultato ottenuto e l'aver adoperato soluzioni saline per umettare gli elettrodi. Per le complicazioni e gli errori dovuti ad elettrolisi anche nelle esperienze di cataforesi per colloidi fuori degli organismi, cfr. p. es. FREUNDLICH '10 p. 341-2.

²⁾ In relazione con questi studii sull'influenza dell'elettricità sulle radici in accrescimento, sono da ricordare anche gli studii sul così detto galvanotropismo delle radici che sono funzione dell'intensità della corrente, si esplicano specialmente per variazioni di turgescenza delle cellule e sembra siano da interpretare come traumatotropismo (cfr. spec. GASSNER '06 e '07).

divisioni nucleari ¹⁾; ma ivi il problema si complica talmente specialmente per l'interferenza sicura di numerosi fenomeni chimici, e si allontana talmente da quello che è il nostro argomento, che basterà qui avervi soltanto accennato.

Conclusione.

Conchiudendo possiamo affermare che allo stato attuale non è possibile dire quale sia realmente l'influenza di un campo elettrico sui cromosomi, indipendentemente dai fenomeni che mascherano il vero risultato di questa causa. Non è provato sicuramente che un'influenza esista, ma non si può escluderla ²⁾. Specialmente i primi risultati ottenuti da GALEOTTI tenderebbero a provare che se non un trasporto dei cromosomi, un orientamento loro possa avvenire per l'azione di una fortissima caduta di potenziale con minima intensità di corrente. Ora questo appunto pare che sia il caso anche per i cristalli fluenti ³⁾.

¹⁾ Fra i molti cfr. spec. ZUELZER '05 ed i numerosi recenti lavori di G., O. e P. HERTWIG sull'azione dell'irraggiamento dei corpi radioattivi.

²⁾ Anche RHUMBLER '98 cap. IV p. 563-5 in seguito ai risultati negativi delle esperienze di ROUX e di ROSSI, si mostra molto scettico sull'importanza dei fenomeni elettrici in questo capitolo della fisiologia cellulare.

³⁾ Cfr. LEHMANN '06³ p. 604. Mc CLENDON ('10 p. 81) afferma di avere osservato trasporto anodico di placchette vitelline di uova di Rana, ma non dice in quali condizioni.

IV. I mutamenti dei cromosomi dalla profase alla metafase

Durante tutto il periodo di tempo in cui i cromosomi esistono come entità autonome, subiscono sempre, in modo più o meno evidente secondo i casi, alcune modificazioni molto interessanti per le conclusioni che se ne possono trarre. Queste esamineremo brevemente nelle pagine che seguono, basandoci specialmente, data la scarsità dei dati finora esistenti, sopra nuove osservazioni e determinazioni obbiettive.

I mutamenti di forma sono quelli più noti ed evidenti, e questi si esplicano in due modi apparentemente diversi, cioè: I. Come sparizione di quelle torsioni profasiche che abbiamo sopra esaminate; II. Come progressivo accorciamento dei cromosomi connesso ad un aumento delle loro dimensioni trasversali. Nonostante però che, come vedremo in seguito, si tratti di effetti diversi di un complesso causale unico, è più opportuno trattare isolatamente i due aspetti del fenomeno, poichè richiedono una trattazione di natura differente.

Da tale analisi risulta, come ora vedremo, in modo chiaro, la ragione per la quale questi fenomeni possono a prima vista sembrare esclusivi solo delle mitosi con cromosomi allungati, mentre si tratta invece probabilmente, di fenomeni di valore generale che ci si manifestano in modo evidente solo quando ciò è reso possibile dall'esistenza di determinate condizioni.

1. La sparizione delle torsioni profasiche

Poichè, come abbiamo detto a p. 84, le torsioni profasiche esistono o sono riconoscibili solo nelle mitosi che finiscono per avere alla metafase cromosomi nastriformi, è naturale che solo per questi sarà possibile l'esame del modo col quale si passa dalle forme variamente ed irregolarmente elicoidi a quelle molto più semplici che si osservano di solito alla metafase, onde cercare di analizzarne le cause.

L'annullamento mutuo delle torsioni inverse.

Dai preparati fissati sembra evidente che ciò avvenga nella massima parte dei casi per lo svolgimento progressivo delle torsioni. Infatti come abbiamo già visto a p. 88-91, col progredire della mitosi si osserva non solo un numero sempre minore di tali avvolgimenti, ma anche è sempre più frequente il trovare alcuni dei cromosomi che presentino torsioni tutte nella stessa direzione in modo cioè da essere davvero esclusivamente destrorsi o sinistrorsi. Negli stadii più precoci invece, come pure abbiamo visto, le due specie di torsioni si succedevano irregolarmente nello stesso cromosoma.

La spiegazione di questo cambiamento è molto semplice, dato ciò che si è detto a p. 112-114.

Se supponiamo infatti che in un corpo plastico della forma dei cromosomi si verificino torsioni elicoidali inverse a breve distanza, è naturale che, sia per effetto della tensione superficiale che tende a diminuire lo sviluppo di superficie, che dell'omotropia spontanea (LEHMANN) si annulleranno mutuamente un numero eguale di torsioni inverse; prima quelle più vicine fra di loro e poi quelle più lontane. In questo modo, allorchè questo processo non ancora è finito, noi osserveremo, come appunto si verifica in quelli fra i cromosomi disegnati non uniformemente avvolti, tratti relativamente lunghi con torsioni destrorse alternati con altri sinistrorsi. Inoltre, poichè da ciò che abbiamo precedentemente esposto, casuale è il numero delle torsioni sinistrorse o destrorse, si comprende che casuale sarà pure il numero dei cromosomi che per il prevalere numerico dell'uno o dell'altro genere di torsioni, finiranno col risultare destrorsi o sinistrorsi per tutta la loro lunghezza. Anzi, poichè eguale è la probabilità dei due eventi, in generale il numero dei due tipi di cromosomi che si finirà per l'osservare sarà su per giù eguale (benchè variabile da mitosi a mitosi come ho potuto constatare). Conseguenza necessaria dell'ordine di idee esposto, e fatto che realmente si verifica non raramente, è che esistono cromosomi senza traccia visibile di torsioni in mezzo ad altri torti elicoidalmente più volte.

Lo svolgimento delle torsioni.

Evidentemente il numero di questi cromosomi privi affatto di torsioni aumenterà progressivamente negli stadii più avanzati, perchè mano mano andranno svolgendo le loro spire e raddrizzandosi perfettamente, prima quelli che avevano finito per avere un piccolo numero di spire e poi quelli che ne presentavano un numero maggiore.

In generale infatti si osserva negli stadii più avanzati, prossimi alla metafase che pochissimi sono i cromosomi che ancora presentano torsioni e che queste torsioni sono relativamente ad ampio raggio.

Un altro modo di sparizione delle torsioni che non credo di poter affermare con ogni sicurezza, ma che mi sembra molto probabile in alcuni casi, è quello di un riordinamento interno della sostanza cromatica per scorimento delle diverse parti soltanto per effetto di una spontanea omotropia. Questo caso sembra specialmente probabile allorchè si esaminano cromosomi di profasi avanzate ed in cui quindi le dimensioni trasversali siano già sufficientemente grandi, nei casi in cui esistano torsioni a breve distanza l'una dall'altra e con asse dell'elica posta nell'interno stesso del cromosoma (cfr. pag. 87).

Considerando ora che dagli stadii più precoci ai più avanzati queste forme di torsione diventano sempre meno riconoscibili, e che, data la piccolezza del raggio dell'elica, l'eccesso di sviluppo di superficie rispetto ad un cilindro regolare sarebbe minimo ed insufficiente quindi a produrre di per se un movimento di tutto il cromosoma vincendo le resistenze di attrito, non sembra probabile che la loro sparizione possa essere considerata come dovuta in modo sensibile alla tensione superficiale. Poichè però alla metafase, almeno nelle mitosi somatiche da me esaminate, i cromosomi si scindono longitudinalmente sempre in modo che le due metà siano parallele e non mutuamente intrecciate, si deve concludere che la sola forza che tende a produrre un ordinamento molecolare determinato della sostanza del cromosoma è stata sufficiente a fare scomparire tale irregolarità della struttura interna.

Dato ciò che abbiamo detto a p. 90-91 sul modo della prima comparsa delle torsioni non c'è bisogno di aggiungere che lo svolgimento loro comincia con l'inizio della profase. Si comprende pure che questo fenomeno potrà sul vivo comparire come movimenti dei

filamenti cromatici più o meno lenti, ciò che probabilmente è stato osservato qualche volta ¹⁾ e che forse è stato anche causa di illusioni, come vedremo a proposito dei fenomeni di accorcimento dei cromosomi.

Data la poca attenzione accordata dai citologi alle torsioni dei cromosomi in generale, si comprende anche che il fenomeno ora analizzato solo raramente si trova notato ²⁾. Solo la BONNEVIE ('08 p. 482) ha tentato di darne una spiegazione, supponendo che la sparizione delle torsioni profasiche fosse dovuta ad una imbibizione dei filamenti cromatici con il karioplasma che così li distenderebbe e li raddrizzerebbe. Per provare la fallacia di questa ipotesi basta il fatto, che esamineremo in seguito, che dalla profase alla metafase il volume dei cromosomi non aumenta ma diminuisce ³⁾.

Analogie con gli aggregati capillari, le associazioni dei cristalli fluenti ed i trichiti.

Nel mondo dei fenomeni fisici è frequente che la tensione superficiale tenda a fare assumere una forma più semplice ad un aggregato di particelle viscoso isotrope casualmente aggregatesi in modo irregolare. Non molto diverso da ciò è il caso che QUINCKE ('03¹ p. 495-6) ha osservato nell'albume di uovo che si andava disseccando, nel quale si differenziano tubi anche elicoidi che presentano una certa tendenza a contrarsi sotto forma sferica. Ma è specialmente da ricordare per i cromosomi la maggiore energia di superficie dei geminati in confronto ad un cristallo unico di massa eguale (PAWLOW '10) e l'attrazione molecolare anisotropa che si deve esercitare nell'interno del cromosoma che tende a fargli assumere appunto lo stato più stabile di un ordinamento regolare omogeneo per tutta la sua lunghezza. Ciò del resto, come abbiamo visto (cfr. p. 110-112), si verifica appunto nell'associazione di cristalli fluenti di oleati alcalini, che possono torcersi sì per associarsi fra di loro con direzioni corrispondenti, ma una volta fusi in un unico cristallo, rapidamente ridivengono di forma normale.

¹⁾ PEREMESCHKO '81 p. 52, LAVDOWSKY '84 p. 91. FLEMMING '82 p. 202 scrive invece che i movimenti del filamento cromatico durante questo periodo sono così lenti che non si possono seguire con l'osservazione sul vivo.

²⁾ Cfr. p. es. MOTTIER '96 p. 189.

³⁾ Secondo osservazioni di Bütschli '94 p. 365 nel rigonfiamento di filamenti colloidali disseccati, allorché sono posti in acqua, aumentano anche le dimensioni longitudinali.

A questo fenomeno probabilmente si riattacca anche l'altro che possono presentare i trichiti (quelle speciali formazioni elicoidi che dei corpi capaci di cristallizzare formano qualche volta, in condizioni speciali) i quali, poco dopo la loro formazione, in alcuni casi si svolgono, anche in modo esplosivo ¹⁾, trasformandosi in un cristallo rettilineo ²⁾.

Le condizioni della stabilità delle torsioni.

Dato ciò che abbiamo detto a p. 113 intorno alle cause della formazione delle torsioni profasiche dei cromosomi e, più in generale a p. 75 e ss., a proposito della prima origine dei cromosomi dal nucleo a riposo, è evidente che le torsioni profasiche non possono avere una certa stabilità e quindi non possono essere constatate in stadii abbastanza avanzati della mitosi, che solo in quei casi nei quali esista una viscosità relativamente molto alta dei cromosomi, in modo che riesca alquanto ostacolato il rapido orientamento mutuo delle parti che si associano. D'altra parte, come abbiamo visto a p. 159, quest'alta viscosità è anche condizione essenziale per la permanenza in un cristallo fluente di una forma molto diversa dalla sferica, quale è p. es. quella nastriforme che è proprio condizione essenziale perchè si possano osservare tali forme elicoidi.

2. L'accorciamento dei cromosomi

L'accorciamento come diminuzione di superficie.

I cromosomi alla profase hanno uno sviluppo di superficie rispetto all'ambiente che li circonda, straordinariamente maggiore che alla metafase, e l'hanno tanto più grande quanto più precoce è lo stadio nel quale si esaminano. Questo, come abbiamo visto a p. 113, è un fatto molto importante per dedurne il probabile modo di iniziale comparsa.

¹⁾ Per la esistenza di qualche cosa di analogo nell'accorciamento dei cromosomi secondo HEIDENHAIN '07 cfr. p. 197-198, 202 e 226.

²⁾ Cfr. p. es. LEHMANN '88 I, p. 374-7 e '06¹ p. 22. Fenomeni probabilmente non molto diversi debbono essere quelli a cui sono dovuti i movimenti di cristalloidi cilindroidi osservati da ZIMMERMANN ('93¹ p. 215) in cellule di *Momordica elaterium*.

Tale progressiva diminuzione di sviluppo di superficie deve essere considerata come fenomeno generale, ma può essere studiata con comodità e precisione senza paragone maggiore per quei cromosomi che anche alla metafase si presentano nastriformi anzichè per quelli che tendono ad assumere forma ellissoidale. Ciò dipende da due fenomeni che, come vedremo, debbono essere considerati come effetti diversi di un'unica causa. Il primo è che per le mitosi che finiscono per avere cromosomi metafaseici ellissoidali la diminuzione progressiva dello sviluppo di superficie deve avvenire molto rapidamente, ciò che è provato anche dal fatto che non sono punto frequenti nella letteratura citologica figure di profasi di tali mitosi, nonostante i numerosi studi fatti p. es. sulla spermatogenesi degli Emitteri eterotteri.

L'anisotropia dell'accorciamento.

Il secondo fenomeno che ostacola ivi questo studio è il fatto che per quei cromosomi tale diminuzione di superficie, alterando i rapporti fra le varie dimensioni, ne modifica anche la forma complessiva, giacchè mentre tali elementi cromatici alla profase sogliono essere anch'essi cilindroidi o nastriformi, alla metafase divengono invece ellissoidi e quindi sono rese anche più difficili le determinazioni quantitative, già quasi impossibili per la generale piccolezza delle profasi delle cariocinesi che presentano cromosomi metafaseici ellissoidali.

Nel caso invece dei cromosomi nastriformi anche alla metafase, variano sì dalla profase in poi progressivamente le dimensioni, ma, come vedremo, per la sensibile persistenza della forma si può con buona approssimazione (trasecurando il valore delle variazioni dovute al non molto notevole aumento di spessore) considerare la diminuzione di superficie di un cromosoma di tale forma come proporzionale alla diminuzione di lunghezza da esso subita, trasformando così la misura della superficie di un corpo nella misura molto più facile e più comoda di una sola delle sue dimensioni lineari.

Il compito è poi anche straordinariamente facilitato dalle dimensioni relativamente notevoli che possono assumere in lunghezza i cromosomi nastriformi per tutto il periodo che ci interessa ed anche perchè possiamo utilizzare anche a questo scopo le misura-

zioni fatte per lo studio delle leggi della variabilità delle dimensioni dei cromosomi.

Dato ciò che abbiamo detto a p. 90-91 sulla progressiva diminuzione di sviluppo di superficie della cromatina ed alla sua precocissima comparsa sotto forma di filamenti variamente ed irregolarmente elicoidi, si comprende che l'accorciamento dei cromosomi deve cominciare con i primi inizi della profase ¹⁾ e continuarsi progressivamente senza interruzione.

Dalle determinazioni da me fatte sembra anche che si possa dedurre che quest'accorciamento è continuo e graduale, giacché anche mitosi che morfologicamente si sarebbero giudicate essere ad uno stadio identico, presentavano invece differenze nella somma totale delle lunghezze di tutti i cromosomi loro ²⁾. Ma naturalmente questa affermazione non può essere fatta che in seguito ad osservazioni accurate sul vivo, che sono invece in questo campo ancora scarse e contraddittorie.

Infatti mentre FLEMMING ('82 p. 202) che indubbiamente è stato quello che più di ogni altro ha studiata accuratamente la cariocinesi sul vivo, afferma che non è possibile constatare direttamente movimenti dei filamenti cromatici alla profase, a causa della loro lentezza, LAVDOWSKY ('84 p. 91) parla di movimenti tremolanti di ispessimenti ed assottigliamenti successivi e di scomparsa e ricomparsa di alcuni filamenti. PEREMESCHKO ('81) aveva già descritto qualche cosa di simile come allungamenti e rapidi accorciamenti, aumenti e diminuzioni successive di raggi di una certa formazione che egli considera come divisione nucleare (epidermide di larva di *Triton*) e che forse lo era benché non se ne possa essere realmente sicuri.

Ciò si potrebbe forse mettere in relazione con alcune recenti osservazioni di HEIDENHAIN ('07 p. 167), sulle quali ritorneremo anche in seguito. Osservando sul vivo mitosi di tessuti di larve di *Salamandra maculosa* questo autore ha constatato all'anafase accorciamenti per così dire « esplosivi » di alcuni cromosomi, che pos-

¹⁾ Cfr. anche TELLYESNICZKY '05 p. 403.

²⁾ Questa conseguenza è lecita solo se, come però è quasi sicuro, identica è la quantità di cromatina nei due casi ed identico l'andamento dell'accorciamento dei singoli cromosomi. Per la dimostrazione di questa seconda ipotesi cfr. p. 205-208.

sono essere seguiti anche da ritorno più o meno rapido alle dimensioni longitudinali precedenti ¹⁾, modificando le condizioni dell'ambiente.

Si comprende che solo con ricerche accompagnate da studi sul vivo, sarebbe possibile conoscere la velocità con la quale procede questo accorciamento sia assolutamente che nei diversi momenti successivi, poichè è indispensabile sapere da quanto tempo la mitosi si è iniziata ²⁾.

Per quanto interessanti siano le notizie che solo con l'osservazione sul vivo sarebbe possibile eseguire, nondimeno molto importanti sono pure le conseguenze che si possono dedurre dal semplice studio dei preparati fissati e colorati.

Nel paragrafo precedente abbiamo visto come dalla profase alla metafase avvenga la scomparsa delle torsioni elicoidi, cioè anche questa manifestazione della tendenza ad uno sviluppo di superficie minore e ad un ordinamento regolare della struttura interna del cromosoma avviene contemporaneamente all'accorciamento del cromosoma: i due fenomeni quindi sono realmente sovrapposti e fusi fra di loro, anzi non ne costituiscono che uno soltanto.

Rapporti fra la forma dei cromosomi ed il loro accorciamento.

Più interessante ancora è l'altra constatazione, già fatta incidentalmente, che, per i cromosomi nastriformi, durante l'accorciamento, variano solo le dimensioni, ma la forma rimane costante. Più precisamente ciò significa, che anche cromosomi derivati per notevolissimo accorciamento da filamenti nastriformi di lunghezza iniziale enormemente maggiore, conservano, fino a che le loro dimensioni longitudinali sono ancora notevoli rispetto a quelle trasversali, margini laterali esattamente paralleli per tutta la loro lunghezza e non mostrano affatto uno spessore maggiore verso la parte centrale, cioè una tendenza ad una forma sferica. Essi invece stanno con i filamenti lunghi e sottili profasici nello stesso rapporto di forma nel quale stanno i cristalli di una data sostanza

¹⁾ Si deve ricordare a questo proposito che per il periodo che va dalla pro alla metafase FLEMING ('82 p. 212) espressamente dice di essersi convinto da lungo tempo della non esistenza di contrazioni dei filamenti a proposito della possibile supposizione che ciò fosse la causa delle variazioni di forma della massa dei cromosomi durante questo periodo, alle quali egli aveva dato il nome di sistole e diastole.

²⁾ Per la possibilità di una tale ricerca all'anafase, cfr. Cap. V. § 2.

di habitus aciculare con cristalli di eguale forma cristallografica ma di habitus più tozzo.

Nel caso invece delle mitosi che hanno cromosomi metafasici ellissoidali, se anche essi sono inizialmente nastriformi, quanto abbiamo detto vale solo fino a che non siano stati raggiunti determinati rapporti fra le varie dimensioni, oltre le quali invece cambia anche il tipo della forma, cioè si passa dall'aspetto cilindroide a quello di un ellissoide più o meno allungato (cfr. p. es. GROSS '04 tav. 31 fig. 6-8; MARTINS MANO '05; MONTGOMERY '06 tav. 9 fig. 6-10, tav. 10 fig. 69-70, 81-85 etc.).

In questo modo anche nelle modificazioni che i cromosomi subiscono nei diversi momenti della mitosi, vediamo verificati gli stessi fenomeni che abbiamo potuto constatare e analizzare col paragone fra le diverse maniere di presentarsi dei cromosomi metafasici, che ci hanno portato alla conclusione che queste differenze sono dovute soltanto a diverso valore di alcune delle costanti fisiche delle sostanze che costituiscono i cromosomi o dell'ambiente nel quale questi si trovano nei diversi casi.

E la migliore riprova di questa conclusione, anche per ciò che riguarda i fenomeni di accorciamento, è la seguente: normalmente, nelle mitosi delle radici di *Allium montanum*, i cromosomi anche alla metafase si presentano di forma cilindroide più o meno appiattiti, cioè con una delle dimensioni notevolmente maggiore delle altre due. Orbene, NEMEC ('10 p. 261 e ss.) esponendo queste radici all'azione di un'atmosfera satura di vapori di benzina per un tempo più o meno lungo, ha potuto ottenere delle mitosi in cui i cromosomi metafasici erano non solo notevolmente più corti del normale, ma anche avevano assunto più o meno completamente una forma ellissoidale ¹⁾.

I cromosomi metafasici nastriformi quindi possono essere considerati come cromosomi pei quali la tensione superficiale normale non è stata capace di produrre un accorciamento fino alla forma ellissoidale o addirittura fino a quella sferica.

¹⁾ Molto interessanti a questo proposito sono pure le fig. 52 e 53 del lavoro di SCHILLER ('09 pag. 597), poichè esse mostrano come bastino piccole differenze nelle condizioni dell'ambiente perchè si ottengano cromosomi notevolmente allungati, o quasi perfettamente sferici.

Fenomeni simili per altre strutture citologiche.

Tra i fenomeni citologici di natura diversa, non ne mancano di quelli più o meno prossimi a questo dell'accorciamento dei cromosomi.

Ricorderò p. es. che GARDINER ('85 p. 231) osservò che nelle cellule epidermiche del peduncolo dei tentacoli di *Drosera dichotoma*, allo stato di riposo esiste un nucleo lenticolare e nel protoplasma un corpo di forma aciculare. Stimolando la pianta si verifica una diminuzione di turgescenza della cellula; e, parallelamente a ciò, il nucleo ed il corpo in questione tendono ad assumere una forma più sferica; col ripristino fisiologico od artificiale della turgidità cellulare, ritornano alla forma primitiva. Parimenti in alcuni casi (cfr. LEVI '11 pag. 178, 181, 184) i condriosomi di cellule embrionali in mitosi sono più corti e più tozzi che nelle altre cellule, e MEVES ('08 p. 834) ha dimostrato che essi negli stadii ulteriori dello sviluppo del pulcino, in alcune cellule divengono più corti e più tozzi. Molto interessante è anche il paragone col fenomeno dell'accorciamento rapidissimo delle fibrille muscolari, ed infatti, già ENGELMANN '06 p. 718 ha pensato a questo ravvicinamento (v. p. 178); ma, per quanto sia certo molto probabile che anche nel fenomeno della contrazione muscolare l'energia di superficie e la costituzione interna della sostanza contrattile debbano avere una parte essenziale, non è probabile che la somiglianza tra i due fenomeni possa andare molto oltre, data specialmente l'enorme differenza di velocità di accorciamento ed il modo completamente diverso col quale vengono riottenute le condizioni iniziali.

Maggiore somiglianza hanno certo i fenomeni di retrazione nella massa protoplasmatica di pseudopodi filiformi, ma anche per questi ci contenteremo di notare che RHUMBLER ha dimostrato che i fenomeni di tensione superficiale vi hanno una grandissima importanza.

Forse si potrebbe citare per l'accorciamento dei cromosomi anche l'accorciamento anafasico delle fibre del fuso acromatico, ma non sarebbe certo un paragone capace di rendere più facile una analisi fisica del fenomeno che esaminiamo.

Accorciamenti fuori degli organismi.

Anche nel mondo inorganico esistono dei fenomeni simili e si verificano ogni volta che la formazione di un determinato aggruppamento di parti capaci di spostarsi mutuamente fra di loro non avviene nel modo che corrisponde alla forma più stabile, sia per ciò che riguarda lo sviluppo di superficie sia per ciò che riguarda l'ordinamento interno. Il primo caso si verifica p. es. nella confluenza incompleta anche in modo seriale di gocce viscoso ¹⁾ (frequente specialmente nei processi di diminuzione di dispersità dei colloidi), nella tendenza alla contrazione dei budelli di precipitati ottenuti da QUINCKE (p. es. '02¹ p. 659-671 e '02² p. 27) versando una sottile vena di una soluzione in un'altra capace di reagire con essa ed in casi analoghi. In questi casi però, per quanto il fenomeno possa prendere l'aspetto di semplice accorciamento, quella a cui si tende è la forma sferica, ciò che, come abbiamo visto, non è esattamente il caso nostro.

Qui invece sono da ricordare ancora una volta i fenomeni che si osservano nei cristalli fluenti e ciò che abbiamo detto a proposito della forma dei cromosomi, appunto tenendo presenti le leggi che valgono per quelli.

Notiamo innanzi tutto che nel fenomeno esaminato a p. 110 della fusione in un unico cristallo di due cristalli fluidi isolati, oltre ad un orientamento molecolare comune deve verificarsi ed infatti si verifica anche una variazione di alcune delle dimensioni dall'inizio della fusione alla fusione completamente avvenuta, perchè l'equilibrio tra la tensione superficiale e la viscosità della sostanza cristallina nelle diverse direzioni si riotterrà solo quando si sia di nuovo raggiunta una forma complessiva simile a quella dei cristalli che si sono associati. Se quindi moltissimi piccoli cristalli fluenti di forma allungata ma non molto, si sono uniti serialmente a formare un lungo filamento, è evidente che questo non potrà costituire una forma di equilibrio, ma dovrà progressivamente accorciarsi fino a raggiungere una forma complessiva unica, simile a quella dei cristalli elementari che con la loro associazione lo avevano formato.

¹⁾ Per il valore assoluto della forza che deve agire su filamenti protoplasmatici tendendo a fare assumere loro forma sferica, cfr. BETHE '12.

Qualche cosa di perfettamente corrispondente è ciò che si può osservare stirando artificialmente un cristallo fluente in modo da fare raggiungere ad una delle sue dimensioni valori superiori a quelli che sono da considerare come condizioni di equilibrio per esso. In tale caso (che facilmente si può osservare p. es. con i cristalli fluenti di oleato di ammonio che si producono come « forme mieliniche » attorno ad una goccia di acido oleico posto in acqua leggermente alealina, provocando deformazioni con movimenti del coprioggetto ¹⁾) i cristalli fluenti, stirati in fili sottili, tendono, contraendosi, a raggiungere nuovamente la loro forma di equilibrio.

A causa delle affermazioni di HEIDENHAIN della possibile esistenza di contrazioni rapidissime dei cromosomi, ricorderò che pure LEHMANN ('06¹ p. 33; '07, '08 p. 518-9) ha osservato qualche volta fenomeni simili proprio per quei cristalli liquidi di cui abbiamo a p. 160 citata la forma cilindroide e lo spessore costante, e che per i trieliti ²⁾ non sono rare le osservazioni di variazioni di forma esplosive. È però da notare che in questi casi ora menzionati, il fenomeno non è spontaneamente reversibile.

Possibili cause dei fenomeni di accorciamento.

Nei paragoni inorganici citati, l'accorciamento è ottenuto anche nella completa assenza di qualunque mutamento dell'ambiente esterno, solo per la tendenza a raggiungere nuovamente, dopo fenomeni di associazione, la stessa forma che avevano gli elementi che si erano associati. È però perfettamente naturale che ulteriori accorciamenti possano essere dovuti anche a mutamenti dell'ambiente esterno, come è p. es. il caso allorchè i cristalli fluenti tendono ad assumere una forma più prossima alla sferica per la presenza in essi di una maggiore quantità del solvente, o quando i cristalli di albuminoidi mutano la loro forma per rigonfiamento più o meno notevole.

Ciò è p. es. certamente da ricordare per gli artificiali accorciamenti ultranormali prodotti da NEMEC coi vapori di benzina, che abbiamo già riferiti, ma non è possibile dire se agiscano modificando il valore della tensione superficiale dell'ambiente esterno o invece, ciò che forse è più probabile, modificando la viscosità della sostanza che costituisce il cromosoma. Tanto meno è poi possibile

¹⁾ Cfr. QUINCKE '94 p. 601.

²⁾ Cfr. LEHMANN '88 p. 371-7.

dire se e come nelle condizioni normali abbiano luogo durante la mitosi delle variazioni nell'ambiente citoplasmatico ¹⁾ o nella natura della sostanza dei cromosomi che possano influire sul fenomeno dell'accorciamento pro- metafasico ²⁾.

Dall'analisi ora fatta delle modalità del fenomeno dell'accorciamento, si possono e si debbono trarre due conseguenze principali. La prima è, come abbiamo visto a p. 149, quella della fluidità della sostanza che costituisce i cromosomi.

La seconda conseguenza è una nuova dimostrazione evidente della struttura omogenea anisotropa dei cromosomi che avevamo già dedotta dallo studio della loro forma di equilibrio. Infatti, se durante il continuo fluire e rimescolarsi della sostanza del cromosoma durante il suo accorciamento, la forma rimane costante e non vi è nessuna tendenza ad assumere una forma sferica fino a che le dimensioni longitudinali conservano un certo valore, ciò significa da una parte che tutta la sostanza del cromosoma è omogenea, perchè una determinata particella che prima si trovava in un determinato punto dovrà necessariamente mutare continuamente posto durante l'accorciamento, e dall'altra che esiste sempre una forza che in tutto questo rimescolamento interno mantiene sempre costante l'orientamento generale mutuo molecolare, cioè appunto quella forza che LEHMANN ha riconosciuto nei cristalli fluenti ed alla quale ha dato il nome di energia di conformazione (« Gestaltungskraft »). La velocità di accorciamento sarà dunque nei cromosomi direttamente proporzionale al valore della tensione superficiale della sostanza del cromosoma rispetto all'ambiente nel quale si trova immerso ed inversamente proporzionale alla viscosità del cromosoma nella direzione longitudinale, e potrebbe quindi servire anche come mezzo di studio di tali grandezze.

¹⁾ Cfr. BERTHOLD '86 p. 195 e 199.

²⁾ Nel caso che le condizioni del sistema fossero da considerare come costanti dalla profase alla metafase, per ciò che abbiamo detto, l'accorciamento dei cromosomi sarebbe una nuova prova indiretta della prima origine dei cromosomi per associazione di elementi isolati.

La proporzionalità dell'accorciamento alle dimensioni iniziali.

Metodi di analisi.

È possibile ottenere indirettamente e per un'altra via notizie nuove intorno alle leggi secondo le quali avviene l'accorciamento dei cromosomi, servendosi proprio di quel fenomeno che a prima vista sembrerebbe rendere tale studio impossibile, cioè mediante l'esame della variabilità delle loro dimensioni in una stessa mitosi.

A questo scopo però naturalmente non sono i valori dei singoli cromosomi delle diverse mitosi che debbono essere paragonati fra loro, ma i diversi andamenti complessivi della variabilità loro nei diversi casi. Questo paragone molto comodamente riesce usando invece che i dati obbiettivi determinati o le curve di distribuzione teoriche calcolate per le diverse mitosi, le rette interpolate col metodo dei minimi quadrati ¹⁾ fra i dati obbiettivi di ciascuna delle mitosi studiate, che rappresentano ancora con sensibile approssimazione l'andamento delle seriazioni e bene si prestano alle comparazioni fra i diversi casi ed alle relative considerazioni ²⁾.

Le diverse rette ottenute in questo modo, naturalmente, differiscono fra di loro per l'inclinazione che presentano rispetto all'asse delle ascisse, e per i valori che hanno le ascisse dei loro punti estremi.

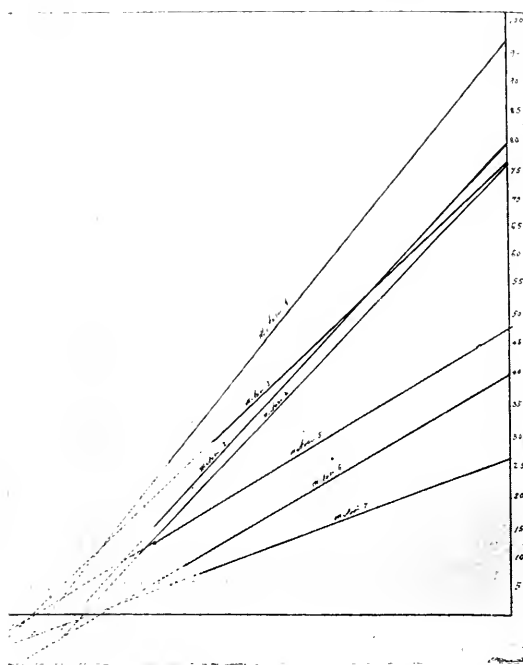
Ma se, come nella figura qui annessa, le diverse rette vengono riportate assieme facendo coincidere termini omologhi di ciascuna seriazione ³⁾, dall'analisi comparativa loro, risulta evidentemente un fenomeno che, nonostante le piccole inesattezze dovute certamente agli errori di osservazioni inevitabili in determinazioni così difficili, alla non completa coincidenza delle rette con la realtà dei fenomeni e forse anche a differenze accidentali fra una mitosi ed un'altra, si può ritenere come completamente dimostrato per que-

¹⁾ Cfr. p. es. BENINI '05 p. 158-171.

²⁾ Qui, come nelle tabelle a p. 129 e ss., l'unità è μ 0,38 (cioè un millimetro di disegno all'ingrandimento di $\frac{2700}{1}$)

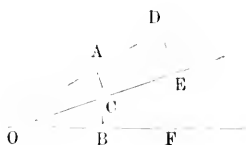
³⁾ Per le seriazioni con un diverso numero di termini ho considerato come privi di omologhi gli elementi di dimensioni minori, cioè ho fatto coincidere le estremità delle seriazioni corrispondenti alle dimensioni massime. Questo è certamente il minimo errore possibile.

sto caso, cioè la loro disposizione a ventaglio, come se irraggiassero da un unico punto posto sull'asse delle ascisse.



Se ora noi consideriamo fisse e coincidenti le posizioni dei cromosomi nella seriazione di due mitosi con identico numero di cromosomi, da questo fatto notato, con un semplicissimo ragionamento geometrico ¹⁾, potremo concludere che *l'accorciamento che i cromosomi subiscono è proporzionale alla loro lunghezza iniziale*, ovvero, ciò che è lo stesso ma meglio si presta ad ulteriori considerazioni

¹⁾ Infatti



$$DF:AB = OD:OA; DE:AC = OD:OA; DE:AC = DF:AB; DE:DF = AC:AB$$

Del resto ciò è dimostrato anche dalla sensibile costanza nelle diverse mitosi

del coefficiente di variazione $\left(\frac{100\sigma}{M} \right)$, costanza che si può ottenere solo se variano in modo proporzionale l'indice di variabilità e la media aritmetica.

Mitosi	Media aritmetica	Ragione della progress.										
1	61.4	3.09	{	Valori osservati.	25.2	27.5	31.1	35.6	36.6	36.7	36.8	
			{	Valori secondo la progressione. . .	25.9	29.0	32.1	35.1	38.2	41.3	44.1	
2	47.6	2.67	{	Valori osservati.	18.5	21.0	21.4	23.1	27.0	29.3	29.6	
			{	Valori secondo la progressione. . .	15.6	18.2	20.9	23.5	26.2	28.9	31.6	
3	53.0	2.40	{	Valori osservati.	29.9	31.5	37.3	38.2	41.1	43.5	44.0	
			{	Valori secondo la progressione. . .	28.9	31.3	33.7	36.1	38.5	40.9	43.3	
4	43.6	2.66	{	Valori osservati	11.6	15.3	18.5	21.1	22.8	23.8	24.7	
			{	Valori secondo la progressione. . .	10.4	13.0	15.7	18.3	21.0	23.7	26.3	
5	30.1	1.46	{	Valori osservati.	15.0	15.0	15.5	16.7	16.8	21.9	22.8	
			{	Valori secondo la progressione. . .	12.6	14.1	15.5	17.0	18.4	19.9	21.4	
6	24.3	1.38	{	Valori osservati.	9.3	11.2	11.8	15.3	15.5	16.6	18.2	
			{	Valori secondo la progressione. . .	8.9	10.3	11.7	13.1	14.5	15.9	17.3	
7	16.8	0.90	{	Valori osservati.	6.7	6.9	7.6	8.2	9.2	11.5	15.9	
			{	Valori secondo la progressione. . .	7.4	8.3	9.2	10.1	11.0	11.9	12.8	

39.0	40.0	47.7	51.1	54.1	55.3	58.3	62.3	65.4	78.1	84.7	86.5	89.2	93.6	104.3	112.8	121.1		
47.5	50.6	53.7	56.7	59.9	62.9	66.1	69.1	72.2	75.3	78.4	81.5	84.6	87.7	90.7	93.8	96.9		
30.1	31.8	33.3	37.1	38.8	50.6	50.7	59.4	60.1	60.3	62.1	62.6	61.3	71.1	72.2	72.7	75.1	78.2	
31.3	36.9	39.6	42.3	44.9	47.6	50.3	52.9	55.6	58.3	60.9	63.6	66.3	69.0	71.6	71.2	76.9	79.5	
45.2	46.0	49.2	50.2	53.5	54.9	55.1	59.8	61.2	61.7	62.6	75.3	82.0	89.5					
45.7	48.1	50.5	53.0	55.3	57.7	60.1	62.5	64.9	67.3	69.7	72.1	74.5	76.9					
24.7	28.4	29.7	37.6	40.9	46.2	46.5	46.6	49.4	53.8	55.1	55.2	55.2	59.0	60.7	61.4	78.9	80.1	83.5
29.0	31.4	34.6	37.0	39.6	42.3	44.9	47.6	50.2	52.6	55.6	58.2	60.9	63.5	66.2	68.9	71.5	74.2	76.8
23.0	24.6	25.7	26.6	28.2	28.8	29.8	32.0	32.1	32.8	34.4	38.5	42.0	43.4	44.5	45.3	46.2	51.7	
22.8	24.3	25.7	27.2	28.7	30.1	31.6	33.1	34.5	36.0	37.4	38.9	40.4	41.8	43.3	44.7	46.2	47.6	
19.0	19.9	20.7	21.4	23.8	28.0	28.4	28.6	31.8	32.0	32.5	35.0	35.8	36.5	37.3	39.9			
18.7	20.1	21.5	22.9	24.3	25.7	27.1	28.5	29.9	31.3	32.7	34.1	35.5	36.9	38.3	39.7			
16.7	17.2	17.4	17.1	18.6	19.2	20.3	20.6	20.9	21.2	21.7	22.9	23.1	24.4	25.9				
13.7	14.6	15.5	16.1	17.3	18.2	19.1	20.0	20.9	21.8	22.7	23.6	24.5	25.4	26.3				

sulla struttura e natura dei cromosomi che *tale accorciamento è uniforme per tutti e costante per unità di lunghezza.*

Deduzione dell'omogeneità e dell'identità di tutti i cromosomi.

Dato ciò che abbiamo detto precedentemente, queste due enunciazioni portano necessariamente alle due conseguenze: I. Che i singoli cromosomi debbono avere caratteri identici per tutta la loro lunghezza: II. Che tutti i cromosomi di una mitosi debbono essere considerati come identici fra di loro.

Infatti la prima conseguenza—che del resto avevamo già dedotta dalla proporzionalità del numero delle torsioni profasiche alla lunghezza assoluta dei singoli cromosomi (cfr. p. 90) e dal fenomeno dell'accorciamento (cfr. p. 203)—è perfettamente logica quando si consideri che la costanza di accorciamento per unità di lunghezza significa che costanti sono anche per unità di lunghezza le cause che tendono a produrre e le cause che tendono a resistere all'accorciamento, cioè la tensione superficiale e la viscosità che a quella si oppone.

La seconda conseguenza è anche evidente, perchè un accorciamento uniforme per unità di lunghezza di qualunque cromosoma può solo allora verificarsi quando anche identica per tutti sia la tensione superficiale e la viscosità che le si oppone. Ciò equivale a dire anche che se ciò, come infatti è, si verifica, tutti i cromosomi debbono essere considerati come identici fra di loro ed omogenei per tutta la loro lunghezza. È curioso che sia proprio lo studio di quelle differenze di dimensioni sulle quali si è creduto di poter basare una delle più sicure prove delle differenze fra i cromosomi, quella che ci fa giungere a questo risultato.

La diminuzione di volume dei cromosomi.

I cromosomi però non si accorciano rimanendo di volume costante. Certo mano mano che diminuiscono le dimensioni longitudinali aumentano alquanto le dimensioni trasversali, ciò che si esplica con l'aumento dello spessore dei filamenti cromatici, evidente dalla profase alla metafase ¹⁾ anche nei cromosomi che restano sempre di forma allungata, ma specialmente chiaro allorchè l'accorciamento

¹⁾ Per le variazioni di forma e di volume che seguono alla divisione longitudinale, cfr. Cap. V, § 2.

giunge a produrre una forma ellissoide. Ma l'aumento di queste dimensioni trasversali non è quale sarebbe dovuto essere se il volume rimanesse costante, benchè non sia possibile dire più di questo, perchè mentre la diminuzione notevolissima di lunghezza può essere misurata con sufficiente esattezza, l'aumento delle dimensioni trasversali è micrometricamente troppo piccolo ed anche troppo soggetto agli artefatti di preparazione perchè si possano trarre anche deduzioni quantitative, oltre quella qualitativa della quasi sicura diminuzione del volume totale.

Il fatto è perfettamente concepibile dal punto di vista fisico; ed è specialmente da ricordare in proposito la progressiva diminuzione di volume per contrazione lenta che si verifica nei coaguli che si possono produrre sotto forma in primo tempo voluminosa nei colloidi. La spiegazione di questo fenomeno, come è noto, viene riportata al progressivo confluire delle particelle incompletamente fuse, anche nell'interno della loro compagine, non essendo la loro struttura continua, ma, come si suol dire, micellare.

Anche pei cromosomi quindi, che, come abbiamo visto, si comportano proprio come i cristalli di albuminoidi che hanno appunto struttura micellare, la diminuzione di volume nel periodo che segue la loro formazione, è perfettamente naturale.

V. La divisione longitudinale

1. Natura della divisione longitudinale

I preconceetti vitalistici.

L'analisi fisica della natura della divisione longitudinale, anche più del resto della morfologia della cromatina, è stata trascurata da coloro che hanno tentato lo studio della mitosi con i principii della chimico-fisica ¹⁾. Sembra quasi come se anche quegli autori non avessero osato di avvicinarsi con mente impura a quello che agli occhi di ogni citologo, anzi di ogni biologo ortodosso, rappresenta la più tipica manifestazione vitale del più nobile fra tutti i costituenti della cellula, il modo col quale è possibile la moltiplicazione e la distribuzione regolare di tutti i caratteri ereditarii ²⁾: l'atto di riproduzione ³⁾ dei cromosomi, cioè di una colonia di organismi che si moltiplicano per scissione. Chi però consideri che tutto ciò non è l'effetto di un'analisi obbiettiva causale dei fenomeni, ma è soltanto una sovracostruzione arbitrariamente addossata ai cromosomi da quel vero ciclone di ipotesi preformiste micromeristiche che si è scatenato nella biologia specialmente per opera di WEISMANN verso la fine del secolo decimonono, cioè contemporaneamente allo sviluppo della citologia moderna che in gran parte ne è effetto -- molto facilmente si convincerà che non è con ragionamenti finalistici collegati a queste ipotesi sul modo di propagazione di un ipotetico plasma germinativo che si può progredire nell'interpretazione obbiettiva dei fenomeni citologici. Ed anche eliminando tale specie di ragionamenti, contentarsi a questo proposito dell'affermazione di BOVERI ('88 p. 113) che si abbia qui a che fare con un atto di riproduzione di un organismo, non è

¹⁾ ENRIQUES ('11 p. 201) si è posto il problema, ma, probabilmente deviato dai preconceetti della eterogeneità della costituzione dei cromosomi, dell'esistenza di granuli di cromatina e dall'errore di credere in una notevole carica elettrica metafisica dei cromosomi, non è giunto a formarsi, come egli stesso confessa, nessuna idea adeguata del fenomeno.

²⁾ Roux, '83 (cfr. '95, II, p. 129-139); v. anche BOVERI '04 p. 3-4; DELAGE '95 p. 751, 759; Fick '07 p. 37.

³⁾ BOVERI '88, p. 113; cfr. anche FLEMMING '91 p. 748.

punto progredire nella comprensione del fenomeno, ma regredire. Si viene infatti così ad omologare questo fenomeno con altri che si verificano in condizioni non più semplici, ma invece più complesse e si viene ad introdurre per corpi, che tutto tende a dimostrare omogenei, il concetto di organismo che spetta soltanto a formazioni eterogenee, innalzando così anche il preconetto che tentare l'analisi causale di tale fenomeno significhi tentare addirittura quella dell'essenza della vita.

Tutto ciò ha finora quasi completamente inibito qualunque tentativo di un'analisi fisica del fenomeno della scissione longitudinale dei cromosomi, che pure già cominciava a spuntare prima di tale ciclone, sia pure sotto forma rudimentale e non più adeguata per le attuali conoscenze, con la teoria di VAX BENEDEX della scissione passiva del cromosoma per effetto delle fibrille del fuso, supposte di azione simile alle fibrille muscolari.

Indipendenza dal sistema acromatico.

Attualmente sappiamo che nè le fibre del fuso acromatico, qualunque sia il loro modo di agire, nè i centrosomi hanno alcuna parte nel fenomeno, perchè esso frequentemente può verificarsi ad uno stadio in cui i filamenti cromatici hanno ancora una forma complessiva identica a quella del nucleo dal quale si sono formati ¹⁾, come pure può verificarsi per cromosomi che migrano con ambedue le metà ad uno solo dei poli, in alcune forme speciali di divisioni anormali ²⁾, o in quei processi speciali noti come mitosi unipolari ³⁾, o infine in quei casi (che si verificano qualche volta ma certo non così frequentemente come alcuni citologi credono) in cui si ha una seconda divisione longitudinale anafasica ⁴⁾, o due divisioni longitudinali senza allontanamento delle parti così ottenute ⁵⁾.

1) Cfr. FLEMMING '82 p. 215.

2) Cfr. P. DELLA VALLE, '11² p. 151-5.

3) Cfr. M. BOVERI, '03, p. 408, 424, 430.

4) Cfr. FLEMMING '87. Una interessante conferma dell'interpretazione eumitotica di queste divisioni di maturazione, può essere dedotta dai cromosomi anafasici intrecciati trovati da SCHREINER ('07, tav. I fig. 24 e 25) nelle anafasi delle prime divisioni di maturazione di *Salamandra*, che possono essere interpretate naturalmente solo in tale modo.

5) Cfr. BUSCALIONI, '98, p. 289, tav. 16, fig. 43 A.

Non è quindi fuori dei filamenti cromatici, ma in loro stessi che dobbiamo cercare le cause della comparsa di una scissione longitudinale ¹⁾: all'esterno di essi, ormai sembra sicuro, si deve cercare solo le cause dell'allontanamento delle parti nelle quali si dividono.

La divisione longitudinale di istomeri e di altre strutture citologiche.

Prima di procedere oltre, è bene mostrare che la scissione in generale ed in particolar modo la scissione longitudinale non è un fatto caratteristico per gli organismi che godono di vita autonoma, ma ha una diffusione enormemente maggiore poichè si può riscontrare anche nelle parti stesse degli organismi, sia fra quelle che possono essere ancora essere considerate viventi (istomeri di HEIDENHAIN), sia per altre che certo viventi non sono, e perfino in sostanze non organizzate fuori degli organismi.

Specialmente HEIDENHAIN (07 p. 84-101) ha avuto il merito di fare notare che la moltiplicazione longitudinale è un fenomeno che si deve considerare come straordinariamente diffuso, p. es. nei muscoli, nei nervi, nei tendini etc. richiamando specialmente l'attenzione sul fatto che p. es. l'individualizzazione di due muscoli da un muscolo primitivo unico, è un fenomeno che può essere considerato esattamente come una moltiplicazione per scissione longitudinale.

Si riattaccano a queste osservazioni di scissioni longitudinali degli organi ora citati, e ne costituiscono frequentemente anche la causa, le moltiplicazioni delle fibrille muscolari, nervose etc. Ormai, dopo le osservazioni di HEIDENHAIN (99 p. 117) di MAURER (94 p. 566), e di numerosi autori posteriori ²⁾, la moltiplicazione delle fibrille muscolari per scissione longitudinale ha acquistato un alto grado di probabilità (cfr. Fig. 46, 47). Identico modo di moltiplicazione ha anche affermato per le neurofibrille il più competente fra quelli che si occupano di tali formazioni, APATKY (02 p. 70), deducendolo specialmente dall'esistenza di un limite massimo del loro spessore e dal progressivo aumento numerico ³⁾.

¹⁾ cfr. anche BERTHOLD '86 p. 202-4.

²⁾ Cfr. DUESBERG '10 p. 648, HEIDENHAIN '11 p. 649.

³⁾ Cfr. anche HEIDENHAIN '11 p. 886.

Torniamo così, con questi fenomeni di moltiplicazione di microfibrille e neurofibrille, all'analisi di fenomeni che si verificano per formazioni dell'ordine di grandezza dei cromosomi. Oltre però questi corpi endocellulari considerati anch'essi di alto valore morfologico, ve ne sono ancora altri, che possono presentare il fenomeno della scissione longitudinale.

Fra le formazioni endonucleari che certamente non sono cromosomi, ricorderò che alcune di quelle file di granuli che si possono osservare nei nuclei delle cellule glandolari di larve di *Lymantria dispar*, che abbiamo già avuto occasione di citare (cfr. p. 104) come caso di associazioni seriali, sono state anche trovate da MAZIARSKI ('11 tav. 23 fig. 32), scisse longitudinalmente (cfr. Fig. 51). Questa almeno è la più semplice e verosimile spiegazione dei casi disegnati da questo autore, in cui due di tali file di granuli sono esattamente parallele l'una all'altra e vicinissime fra loro ¹⁾. Per le formazioni extra-nucleari il caso più tipico di scissioni longitudinali è forse quello osservato da MOROFF ('09 p. 445-6 fig. 15-16) per i segmenti nastriformi del nucleo vitellino di oociti di Copepodi, sorti, come abbiamo visto a p. 104, per associazione di granuli isolati. In questo caso non si verifica un allontanamento delle due metà così ottenute; però, come abbiamo visto, questo non è un fatto costante ed autonomo nemmeno per i cromosomi.

Ma oltre questo, anche numerosi casi simili esistono. CZERMAK ('01, fig. 1), nella prima mitosi di maturazione dell'uovo di Trota, ha osservato, verso uno dei poli del fuso, delle coppie di piccoli filamenti a struttura granulare, tali che i granuli di un filamento corrispondevano esattamente ai granuli del filamento opposto. Tali filamenti egli interpreta come mitocondri. Anche più interessanti sono le osservazioni di LOREZ ('09 p. 191 fig. 1) su alcuni sottili filamenti colorabili, che l'A. considera come condriomiti, nell'ooite di *Ciona intestinalis*, verso i primi momenti della vitellogenesi. Sembra infatti probabile che tali filamenti possano ivi presentare fenomeni di scissione longitudinale, giacchè esistono anche elementi più spessi, che fanno passaggio a coppie di lunghi filamenti, quasi esattamente paralleli.

Si deve trattare del resto di un fenomeno molto diffuso, perchè è straordinariamente probabile che i condriosomi in generale au-

¹⁾ Per le apparenze molto probabilmente riportabili a clivaggio spontaneo di cristalloidi endonucleari, cfr. p. 218 nota

mentino di numero assoluto per scissione dei preesistenti ¹⁾. Se ora si considera che i condriomiti sono una delle forme più frequenti di condriosomi e che quelli sono connessi strettamente p. es. con le miofibrille di cui è quasi certa la possibilità di moltiplicazione per scissione longitudinale, non è improbabile che le ulteriori ricerche dimostrino con sicurezza casi di scissione longitudinale anche dei condriomiti ²⁾.

Ma in questo campo vi sono delle osservazioni per noi di interesse ancora maggiore. NEMEC ('10 p. 173, fig. 89 e 89 a) infatti, nelle cellule giganti di *Vitis gongyloides* formate per infezione di *Heterodera*, oss. rrvò, come abbiamo ricordato anche a p. 163, formazioni che egli interpreta come mitocondri, pure trovando impressionante la loro somiglianza con alcuni cristalloidi p. es. con quelli di carotina. Orbene, proprio queste formazioni filiformi così simili a veri cristalloidi, si mostrano nel modo più netto, in alcuni casi scissi longitudinalmente, e con le due metà esattamente parallele fra di loro (cfr. Fig. 53, 54). Lo stesso può dirsi anche per alcune formazioni descritte in alcune cellule di *Asparagus officinalis* da LEWITSKY ('11 col nome di condriomiti, ma di forma e di comportamento straordinariamente simili ai cristalloidi propriamente detti, giacchè anche queste, durante il periodo regressivo, possono presentare vere scissioni longitudinali più o meno complete (LEWITSKY '11 p. 543 e tav. 17 fig. 14 e 15) (cfr. Fig. 55).

Il clivaggio spontaneo di cristalli solidi, fluenti e liquidi.

Ognuno ora comprende quanta importanza assumano per il nostro argomento alcuni fenomeni presentati dalle sostanze cristallizzate. Come è noto, molto spesso per cause non ben precisate, nell'interno della massa cristallina si verificano tensioni anche molto notevoli che di solito producono solo anomalie ottiche, ma che possono giungere anche a produrre la divisione del cristallo secondo

¹⁾ Cfr. spec. GIGLIO TOS e GRANATA '08. La prova migliore della loro moltiplicazione è la sensibile eguaglianza del numero di quelli contenuti in ciascuna delle cellule figlie con quello della cellula madre (cfr. LEVI '11 p. 188).

²⁾ Il modo più frequente di moltiplicazione e di separazione in due metà della massa dei condriosomi, sembra che sia quasi identico a quello da me analizzato per le divisioni nucleari pleistomere (cfr. P. DELLA VALLE '11² p. 159-160).

piani di sfaldatura, specialmente se avvengono mutamenti delle

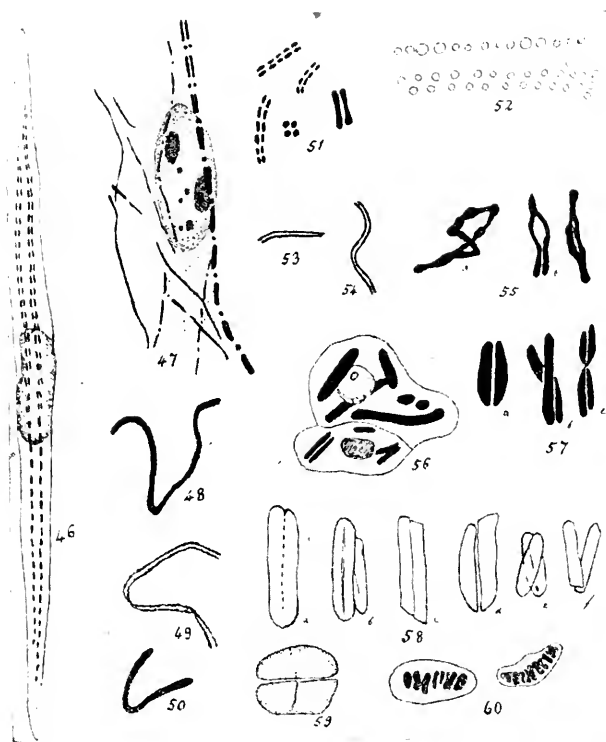


Fig. 46-60. — Il clivaggio spontaneo di alcuni cristalloidi e la scissione longitudinale dei cromosomi.

Fig. 46. (da GODLEWSKI '01 tav. 4 fig. 5) Scissione longitudinale delle fibrille muscolari in un mioblasto di un embrione di Coniglio di 8,5 mm.

Fig. 47. (da HEIDENHAIN '99 p. 117 fig. 13 parte inferiore) Scissione longitudinale delle fibrille muscolari nella parete del cuore di un embrione di *Anas* di tre giorni.

Fig. 48. (da FLEMING '82 p. 234 fig. N 4) Un cromosoma alla profase prima della divisione longitudinale.

Fig. 49. (da FLEMING '82 p. 234 fig. N 1) Un cromosoma subito dopo la scissione longitudinale; lunghezza eguale e spessore metà dello stadio precedente.

Fig. 50. (da FLEMING '82 p. 234 fig. N 5) Un cromosoma all'anafase; lunghezza metà dello stadio precedente, ma spessore doppio, cioè identico a quello di un cromosoma prima della scissione longitudinale.

Fig. 51. (da MAZIARSKI '11 tav. 23 fig. 32) Alcune forme di granuli endonucleari di cellule di glandole filiere di *Lymantria dispar*.

Fig. 52. (da QUINCKE '94 tav. 8 fig. 20) Goece in serie lineari semplici o doppie da soluzioni di oleati alcalini.

Fig. 53, 54. (da NEMEC '10 p. 170 e 171, fig. 88 e 89) Mitochondri (?) scissi longitudinalmente nelle cellule giganti di *Vitis gonylioides* infette da *Heterodera*.

Fig. 55. (da LEWITSKY '11 tav. 17 fig. 15) Forme regressive di condriomiti (?) di cellule epidermiche di *Asparagus*.

Fig. 56, 57. (da REINKE '96 tav. 5 fig. 2) Cristalloidi di cellule interstiziali del testicolo umano. Alcuni di questi spontaneamente scissi in due metà longitudinali.

Fig. 58. (da REINKE '96 tav. 5 fig. 3 alcuni) Cristalloidi di cellule interstiziali del testicolo umano, scissi longitudinalmente.

Fig. 59. (da RÜCKERT '99 tav. 52 fig. 21 e) Granulo di vitello grossolano di uovo di *Torpedo mormonurata* spontaneamente scisso in due parti.

Fig. 60. (da ZIMMERMANN '93 tav. 1 fig. 15) Cristalloidi spontaneamente frammentati dei nuclei delle cellule della parete di un giovane ovario di *Alectrolophus major*.

condizioni esterne al cristallo (cfr. LEHMANN '88 p. 390-3, e p. 454-4; RETGERS '92 p. 287-8) ¹⁾. Fra questi fenomeni ricorderò specialmente che in determinate condizioni soluzioni di fosfato acido di potassio e solfato di magnesio per raffreddamento depositano dei cristalli che si scindono spontaneamente in due metà allorchè hanno raggiunte date proporzioni. Questo fenomeno indusse nel 1884 FAMINTZIN che per primo lo osservò, a considerarlo come strettamente affine alla divisione cellulare. Tale analogia però, come ha fatto osservare LEHMANN ('88 p. 393), non può essere che solamente formale, data la grande complicazione del sistema cellulare e l'omogeneità dei cristalli (v. anche p. 169-170); ma, quando si consideri ciò che abbiamo precedentemente detto intorno ai cromosomi, il fenomeno in questione assume un nuovo interesse.

Specialmente notevole è poi la constatazione che questo fenomeno di spontanea sfaldatura di cristalli può verificarsi anche per i cristalli fluenti e liquidi e, ciò che specialmente ci interessa, anche per cristalloidi di albuminoidi.

Per i cristalli fluenti di oleati alcalini è notevole specialmente una figura di forme mieliniche date da acido oleico posto in liquido alcalino, pubblicata da QUINCKE ('94 p. 603 tav. 8 fig. 5), dalla quale sembra che si abbia il diritto di concludere alla verificazione di una scissione longitudinale dei cristalli fluenti che così si formano, allorchè questi abbiano raggiunto un determinato spessore. Ricorderò pure che lo stesso autore, osservando i fenomeni che si verificano nella lenta soluzione in acqua della schiuma formatasi per l'aggiunta di acido oleico contenente in soluzione oleati alcalini, trovò ('94 p. 607, tav. 8 fig. 20), che compaiono filamenti simili a quelli delle forme mieliniche, che possono risolversi in filamenti risultanti da serie di granuli (dell'ordine di grandezza dei cromosomi), ed in alcuni casi si possono osservare anche due filamenti identici esattamente paralleli fra loro, dovuti probabilmente a scissione longitudinale di un unico filamento originario (cfr. Fig. 52).

¹⁾ È interessante qui notare che RETGERS ('92 spec. p. 283) considera queste tensioni spontanee nell'interno del cristallo, come la causa indiretta del limite di accrescimento delle dimensioni dei cristalli di determinate sostanze in determinate condizioni. Sembra, egli dice ('95 p. 196 nota), che con l'aumentare delle dimensioni del cristallo cresca la sua tensione e che il cristallo si spezzi quando la tensione ha raggiunto un certo valore.

Circa ai cristalli liquidi è da ricordare l'osservazione di LEHMANN (cfr. p. es. '06¹ p. 35 e '06³ p. 606) di spontanea scissione in due di cristalli liquidi primitivamente unici, fenomeni che egli interpreta dal punto di vista fisico come passaggio dell'orientamento molecolare della sostanza ad un equilibrio più stabile ed in cui crede di vedere anche una analogia con la divisione cellulare. Anche qui però è da far notare che l'analogia è senza paragone maggiore con la scissione longitudinale dei cromosomi omogenei ed anisotropi che con la divisione di un sistema eterogeneo quale la cellula.

Il clivaggio spontaneo di cristalli di albuminoidi.

Quanto ai cristalli di albuminoidi, oltre le osservazioni già citate di NEMEC e di LEVITSKY in cui la natura cristalloidica delle formazioni in questione poteva essere dubbia, è da ricordare che SCHIMPER ('81 p. 155-6) nella sua rivista sintetica sulla cristallizzazione degli albuminoidi, considera la sfaldatura spontanea come fenomeno frequente dei cristalloidi, specialmente allorchè questi sono sottoposti per il rigonfiamento a rapide variazioni di volume. Così p. es. i cristalloidi di *Bertholletia excelsa* seccati all'aria, allorchè vengono rapidamente inumiditi, spontaneamente si frammentano secondo piani di sfaldatura, e quelli dei semi di *Ricinus communis* allorchè vengono posti in soluzioni nelle quali si rigonfiano, si separano frequentemente in due metà parallelamente ad una faccia di ottaedro (cfr. SCHIMPER '81 p. 141; v. anche p. 143 per i cristalloidi della patata).

Interessantissimi fra tutti i fenomeni simili, sono quelli che REINKE ('96 p. 39 e taf. 5) ha descritti per i cristalloidi che si trovano nelle cellule del testicolo umano, sia per la forma degli elementi che, come abbiamo visto, tanto si approssima a quella di alcuni cromosomi, sia per la grande somiglianza che questo fenomeno di clivaggio spontaneo longitudinale di tali cristalloidi presenta in modo evidente con la divisione longitudinale dei cromosomi (cfr. Fig. 5S). È da ricordare anche a questo proposito che recentemente WINIWARTER ('12 p. 119), studiando i cristalloidi delle cellule di SERTOLI dell'uomo, si è imbattuto in immagini (tav. 6 fig. 8), che lo hanno indotto a supporre che il loro aumento di numero possa avvenire anche per scissione dei preesistenti.

Simili osservazioni sono state frequentemente fatte anche per quegli altri cristalloidi che sono le placchette vitelline delle uova

meroblastiche dei Vertebrati e specialmente degli Anamni. JOH. MÜLLER ('42 p. 37-8), avendo osservato nei granuli di vitello di Selaci la tendenza alla separazione della massa secondo determinate direzioni e forme geminate separate alle estremità ed ancora continue nel mezzo, credette che tali placchette vitelline si moltiplicassero per scissione; VIRCHOW (52 p. 239) ottenne frammentazione delle placchette vitelline di uova di Anuri con lunga azione dell'etere; VALENCIENNES e FRÉMY (54 p. 482) richiamarono l'attenzione sulla notevole tendenza che hanno quelle delle uova di Selaci a scindersi secondo un piano di sfaldatura, sia per condizioni accidentali che per azione meccaniche (cfr. anche Fig. 59); simile osservazione ha fatto anche RADLKOEFER (58 p. 532) per le placchette vitelline delle uova di Carpa, notando che tale fenomeno può essere ivi prodotto da pressione, parziale disseccamento, e specialmente da agenti che tendono a produrre la soluzione. Si può ricordare a questo proposito anche l'osservazione di RUDNEW ('98) di una scissione passiva di un granulo di vitello in una divisione cellulare del parablasto di *Coregonus*¹).

Analogie e differenze fra la divisione degli organismi, dei cromosomi e dei cristalli.

Abbiamo dunque potuto trovare, fuori dei cromosomi, e fuori degli organismi nei cristalli colloidali ed in quelli fluenti, liquidi, e solidi casi di scissione longitudinale esattamente paragonabile a quella che presentano di solito i cromosomi alla metafase, che è poi anche identica con ogni probabilità a quella che possono presentare numerosi istomeri. Che bisogna concludere da ciò? Forse che anche per sostanze non organizzate esistono fenomeni di moltiplicazione paragonabili a quelli degli organismi (FAMINTZIN, LEHMANN); o non invece piuttosto che la scissione in due di un sistema omogeneo è soltanto un epifenomeno della vita, ed è riportabile anch'esso all'azione di forze fisiche relativamente semplici?

A me sembra che la risposta non possa essere dubbia.

Cominciamo con lo stabilire un punto essenziale, quale è quello della assoluta eterogeneità, almeno dal punto di vista mor-

¹ Sono da aggiungere a questa enumerazione anche alcuni fenomeni osservati da ZIMMERMANN ('93² tav. 4 fig. 11, 15, 21) per cristalloidi endonucleari di piante, che sembrerebbero parlare anch'essi in favore dell'esistenza di sfaldature spontanee (cfr. Fig. 60).

fologico, fra la moltiplicazione di un organismo per scissione e la divisione in due parti di un sistema omogeneo, sia esso vivente o non. Nel primo caso, se realmente si tratta di un sistema eterogeneo, tale che i diversi punti e non solamente le diverse direzioni abbiano proprietà differenti (cfr. p. 170), una metà ottenuta artificialmente con un taglio non è, almeno in primo tempo, assolutamente identica qualitativamente al tutto che è stato diviso, e lo diviene soltanto in seguito mediante fenomeni di disdifferenziazione, ridifferenziazione e rigenerazione delle singole parti, e ciò, sia che si tratti di un'Ameba che di una Planaria.

Ma diverso è invece il caso per i sistemi omogenei, anche se anisotropi, come si può vedere in modo chiarissimo esaminando la divisione di un unico muscolo in due, ovvero il clivaggio di un cristallo. In ambedue questi casi, apparentemente tanto diversi, le due metà che così si ottengono hanno senz'altro caratteri identici fra di loro ed identici a quelli del tutto originario, dal quale differiscono soltanto per la massa. Nessuna disdifferenziazione, nessuna rigenerazione è necessaria, perchè omogenea era la massa nella direzione normale al piano di scissione, ed ogni punto equivaleva, attualmente, l'altro ¹). L'unica differenza fra il muscolo e il cristallo è che in un caso l'omogeneità si arresta anche prima della cellula muscolare (fibrille muscolari, sarcoplasma, nucleo, nervi, vasi, connettivo), e nell'altro invece si arresta all'elemento del reticolato molecolare pei cristalli ideali, o alla maglia micellare per i cristalli colloidali ²).

Dato ciò, qualunque forza che giunga a produrre una separazione fra due parti di una massa omogenea, avrà come effetto una « moltiplicazione per scissione » della massa preesistente, senza che questa abbia nessun significato vitale, diversamente da quella che si verificava nel caso precedentemente analizzato della moltiplicazione di un organismo, cioè di un sistema eterogeneo.

Ma una differenza essenziale esiste fra i sistemi omogenei viventi e quelli non viventi. In questi ultimi, una metà di una massa

¹) Molto interessante, ma qui fuori posto, sarebbe continuare in quest'analisi, con la quale strettamente si connettono i problemi dell'origine, del significato e dell'alterazione dei sistemi armonici equipotenziali di DRIESCH.

²) Per i cromosomi quindi o ammettere una omogeneità del tipo di una struttura micellare o di altro genere (p. es. anche del tipo di quelle descritta da ALTMANN, dato che non si tratti di artefatti di preparazione), non ha nessuna importanza teorica.

originaria, non sarà spontaneamente capace di ridiventare di massa doppia, mentre nei sistemi omogenei viventi, non in quanto sono omogenei, ma in quanto sono viventi, cioè fanno parte di un organismo eterogeneo che ha un *metabolismo* tale che indirettamente può produrre aumento di massa del sistema in questione ¹⁾, una metà può ritornare alle condizioni iniziali, se non di per se, almeno in modo naturalmente ciclico.

Le cause che probabilmente provocano la divisione longitudinale dei cromosomi.

Premesso ciò, possiamo domandarci: Quali sono nel caso dei cromosomi le forze che producono la scissione longitudinale?

È per prima cosa dato di osservazione, che per ogni sistema, anche se omogeneo, esiste un determinato limite massimo di dimensioni, più o meno fisso per determinate condizioni. Anche solo questo fatto basta per dimostrare che, se per una ragione qualunque tale limite massimo venga sorpassato, si può prevedere che esistano meccanismi naturali che spontaneamente ricostituiscono tosto dimensioni minori. Abbiamo ricordato ampiamente questi fenomeni a proposito della prima origine dei cromosomi e delle leggi del loro numero e grandezza assoluta, fermandoci specialmente sui fenomeni della costanza media delle dimensioni assolute delle gocce di un'emulsione o dei cristalli di una sostanza in determinate condizioni, e notando che ivi causa essenziale della esistenza di dimensioni medie determinate è l'energia di superficie del sistema.

Ma qui, nel caso della divisione longitudinale dei cromosomi, si tratta di un fenomeno certamente diverso. Prima di tutto essa si può verificare in modo per così dire esplosivo, quasi contemporaneamente per tutti i cromosomi; inoltre (come vedremo fra poco) il fenomeno dell'accorciamento dei cromosomi continua anche dopo la scissione metafasica; ed infine, come ampiamente esporremo nel sesto capitolo, un aumento di sviluppo di superficie della cromatina rispetto all'ambiente, si deve verificare, come infatti si verifica, in ben altra maniera: come rigonfiamento e come corrosione esterna ed interna, non come una netta scissione longitudinale interna ²⁾.

¹⁾ Per i cromosomi cfr. FLEMING '82 p. 241-2.

²⁾ È invece molto probabile (GIARDINA '02, che variazioni localizzate di tensione superficiale possano avere importanza nel fenomeno, di natura com-

Questa invece, come abbiamo visto, somiglia molto da vicino ai fenomeni di clivaggio dei corpi cristallizzati, ed è quindi probabilissimo che siano da tener presenti molto di più che le leggi della dinamica delle superficie, quelle che regolano l'ordinamento molecolare delle sostanze cristalline, sia come equilibrio puramente interno che come equilibrio fra le attrazioni molecolari interne e le forze esterne. Naturalmente, qui forse anche più che altrove, l'ignoto ci circonda, ma pure non possiamo fare a meno di notare che le cause della separazione in parti di un cristallo, possono trovarsi anche nel cristallo stesso per mutamenti di varia natura interni o dell'ambiente, senza che sia proprio necessaria l'azione sul cristallo di una causa grossolanamente meccanica ¹⁾.

Quanto alla scissione longitudinale dei cromosomi sono per lo meno curiose alcune coincidenze costanti: I. Che essa suole verificarsi solo dopo che i filamenti cromatici hanno subito un accorciamento più o meno notevole ed un parallelo aumento di spessore; II. Che la direzione della separazione delle due metà che così si ottengono, è perpendicolare all'asse longitudinale del cromosoma, che è anche quello secondo il quale agisce la pressione dalla quale deriva l'accorciamento del cromosoma ²⁾; III. Che la separazione avviene secondo il piano del minimo spessore dell'elemento, che, per ciò che abbiamo detto a p. 159-160 e 165, deve essere considerato anche come quello di minima viscosità ³⁾.

pletamente diversa, dell'allontanamento delle due metà prodotte dalla scissione longitudinale.

¹⁾ Cfr. oltre le scissioni spontanee dei cristalli sopra citati, i fenomeni di spezzettamento in piccoli cristalli di trichiti di alcune sostanze col mutare delle condizioni del sistema o con l'aumento di spessore loro (cfr. per questi LEHMANN '88 p. 374-7) Con tali fenomeni stanno probabilmente in relazione anche lo spezzettamento trasversale di cromosomi lunghi in due o più frammenti, che, coesistendo assieme alla normale divisione longitudinale, possono produrre p. es. l'aspetto noto sotto il nome di tetradi (cfr. P. DELLA VALLE '07). Considerate da questo punto di vista, le scissioni trasversali dei cromosomi stanno alla divisione longitudinale, come in un cristallo una data direzione di sfaldatura sta ad un'altra direzione di sfaldatura ad angolo retto con la precedente e relativamente molto più facile.

²⁾ Per i rapporti fra la direzione della pressione e quella della sfaldatura nei cristalli cfr. p. es. LEHMANN '88 p. 81.

³⁾ Non è escluso che nei casi delle mitosi normali possa coadiuvare la separazione delle due metà una trazione perpendicolare all'asse del cromosoma, esercitata dal sistema acromatico qualunque possa essere il modo della sua azione (v. anche p. 151). L'anisotropia anche trasversale del cromosoma (v. p.

Si può per queste ragioni per lo meno dubitare che la pressione che la tensione superficiale esercita su questi cristalli fluenti deformandoli progressivamente non possa forse avere influenza nel determinarne una separazione in due metà longitudinali, analoga-mente a ciò che si può verificare in un cristallo che sia compresso in una direzione parallela ad una faccia di clivaggio.

Possibili rapporti fra la direzione della divisione longitudinale e la struttura molecolare della cromatina.

A proposito di questo fenomeno della scissione in due dell'unico cromosoma iniziale, è bene notare che attualmente vi sono ragioni per credere verosimile, almeno in alcuni casi, che nei cristalli non solo le molecole siano disposte in modo determinato, ma anche che ognuna di esse sia orientata, in modo cioè che ogni determinato gruppo atomico molecolare sia rivolto in una determinata direzione del cristallo ¹⁾. Se una tale affermazione potrà acquistare valore generale, potrebbe non essere impossibile che l'orientamento delle molecole di cromatina nella massa del cromosoma fosse tale che il piano di scissione del cromosoma fosse parallelo alla direzione secondo la quale potrebbe verificarsi, in un momento del ciclo bio-chimico della cromatina, anche lontano da questo, lo sdoppiamento dell'ipotetica molecola della cromatina ²⁾. In questo modo la scissione longitudinale del cromosoma, pur non essendo essa stessa un fenomeno strettamente vitale, potrebbe pure essere collegata a fenomeni realmente vitali. Infatti, quando alla mitosi successiva, per gli sdoppiamenti molecolari avvenuti e per l'identità così ottenuta di massa, di ordinamento e di orientamento della cromatina si saranno di nuovo ricostituite le stesse condizioni che avevano allora determinata la divisione longitudinale, questa si verificherà di nuovo se saranno di nuovo eguali anche le condizioni esterne.

Analogamente l'individualizzazione di due muscoli da un unico muscolo preesistente è un fenomeno che dipende da alcune cause (p. es. mobilità varia di diversi punti di attacco), ma è espres-

166), spiega la direzione costante della sfaldatura e la bipolarità degli elementi cromatici metafasici, sulla quale ha insistito specialmente **BOVERI** (cfr. p. es. '04 p. 24-5).

¹⁾ Cfr. p. es. **MUTHMANN** '94.

²⁾ Cfr. spec. **GIGLIO-TOS** '99.

sione dell'aumentato numero delle fibrille muscolari, moltiplicatesi in modo completamente autonomo, ma sempre orientate in una determinata maniera.

2. Rapporti fra la divisione longitudinale e l'accorciamento anafasico dei cromosomi.

Deduzione di un accorciamento consecutivo alla divisione.

Se sono esatte le considerazioni precedentemente svolte sulla causa della forma dei cromosomi, su quelle del loro accorciamento e sulla natura della divisione longitudinale, allorchè questa si è verificata sono prevedibili anche alcune altre modificazioni morfologiche delle metà così ottenute, che infatti realmente si possono constatare.

Infatti, ciascuna delle metà viene ad avere, appena separata dall'altra, una lunghezza ed uno spessore eguale a quello del cromosoma originario, ma una larghezza metà, e quindi il rapporto fra le tre dimensioni è molto lontano da quello che abbiamo visto dover essere considerato come condizione di equilibrio fra la tensione superficiale e la viscosità nelle diverse direzioni. In altri termini è prevedibile che per questa ragione ciascuna delle due metà, appena divenuta libera, si troverà in una condizione di disequilibrio analoga a quella di un cromosoma di massa metà del precedente ma che fosse stato stirato fino a fargli raggiungere una lunghezza corrispondente ad una massa doppia, notando però che l'assottigliamento riguarda una soltanto delle sue dimensioni trasversali.

Le due metà quindi tenderanno subito a riassumere per riorientamento interno quello stesso rapporto fra le varie dimensioni che esisteva per il cromosoma unico primitivo, cioè la lunghezza e lo spessore debbono diminuire, mentre la larghezza deve tendere a riacquistare quasi il valore che aveva alla metafase. Poichè inoltre abbiamo visto che anche alla profase è senza paragone più intensa la diminuzione di lunghezza che quella di spessore, anche in questo caso sarà prevedibile che la diminuzione di spessore sarà quasi trascurabile rispetto alla diminuzione di lunghezza.

Possiamo quindi prevedere che dopo la scissione longitudinale ciascuna delle due metà dei cromosomi dovrà tendere a raggiungere uno spessore quasi eguale a quello che aveva il cromosoma

alla metafase ed una lunghezza quasi metà, e tutto ciò senza che si verifichi alcun mutamento nelle condizioni del sistema.

Conferma obbiettiva.

Ora è impressionante che tutte queste deduzioni puramente teoriche si trovino completamente confermate dall'osservazione obbiettiva.

È infatti facilissimo confermare, specialmente nelle mitosi con cromosomi nastriformi, una antica e dimenticata osservazione fatta dal più accurato ed obbiettivo studioso della mitosi normale. Come semplice constatazione di fatto, e senza annettervi alcuna importanza teorica, FLEMMING ('82 p. 216-7 e fig. N p. 234) ha notato infatti che mentre le due metà in cui si separano alla metafase i cromosomi hanno inizialmente lunghezza eguale e spessore metà degli elementi originarii, alla fine dell'anafase finiscono invece per avere lunghezza metà ¹⁾ e spessore eguale a quello dei cromosomi metafasici prima della scissione (cfr. Fig. 48-50); cioè proprio quanto avevamo preveduto.

I cromosomi dei periodi tardivi dell'anafase riprendono quindi di nuovo esattamente le proporzioni relative che abbiamo studiate a proposito dei cromosomi metafasici, solo con una massa metà e quindi con una lunghezza metà ²⁾. In altri termini, la scissione longitudinale che riduce a metà la larghezza, finisce invece per ridurre a metà la lunghezza, fenomeno questo dal quale si può dedurre che identico è l'effetto finale sia che si divida longitudinalmente, sia che si divida trasversalmente un cromosoma, purchè si riduca alla metà la massa originaria del cromosoma ³⁾. E pensare che sul

1) BERTHOLD '86 p. 205 nel suo tentativo di analizzare i fenomeni della mitosi da un punto di vista fisico, nota l'accorciamento anafasico, ma non avendo bene notati i dati di fatto ne dà una interpretazione erronea.

2) Questo fatto è anche una buona prova della sensibile identità di condizioni all'esterno del cromosoma durante questo periodo di accorciamento consecutivo alla scissione longitudinale.

Per i rapporti che probabilmente esistono tra questo fenomeno ed i rari casi di scissione longitudinale anafasica, cfr. Cap. VI § 1.

3) Questa conseguenza si può dedurre anche dai caratteri delle sostanze fluide anisotrope per le quali la forma finale di equilibrio in condizioni determinate è costante per una determinata massa, ed a questa quindi ritorna qualunque siano le deformazioni transitoriamente prodotte.

significato diverso di questi due tipi di scissione della massa dei cromosomi si sono scritte migliaia di pagine!

Criterio della realtà di una divisione.

Questo fenomeno della diminuzione anafasica della lunghezza dei cromosomi come effetto del dimezzamento della massa in ciascuna metà, ha anche altre conseguenze interessanti. Una prima è quella di darci alcuni indizii sull'epoca probabile alla quale realmente si verifica la scissione longitudinale. Infatti ciascuna delle due metà nelle quali si separa in questo modo il cromosoma, solo allora potrà cominciare ad assumere la forma e le dimensioni che le competono per la sua massa, quando realmente sia separata e libera dalla metà opposta. Ora, poichè la forma di equilibrio di un cromosoma per una determinata specie di mitosi è abbastanza nota, ed in ogni modo la serie delle forme possibili di equilibrio è sempre quella analizzata a p. 154-5 e 164-5, potremo con sufficiente sicurezza affermare che una divisione longitudinale è avvenuta realmente, quando oltre l'esistenza più o meno illusoria di una linea di separazione mediana, si potrà anche constatare che le due metà, considerate come un tutto solo, formerebbero un nastro più largo di quanto il paragone con le altre mitosi non renda verosimile. Infatti, come abbiamo visto, come conseguenza della scissione longitudinale, la larghezza di ciascuna metà tende a ridiventare eguale a quella del tutto originario e quindi, se le due metà ancora sono prossime, solo la larghezza del complesso dovrà apparire doppia del prevedibile, specialmente se confrontata con lo spessore, che non aumenta in seguito alla scissione longitudinale. Ora, esaminando sotto questo punto di vista i vari casi pei quali è stata affermata l'esistenza di scissioni longitudinali precocissime, si vede che in generale si tratta di illusioni ottiche o di artefatti di preparazione e che, quasi sempre si può dire che la reale separazione del cromosoma in due metà, non si verifica che nei momenti che immediatamente precedono la metafase.

La velocità dell'accorciamento anafasico e le costanti fisiche dei cromosomi.

Lo studio di questo accorciamento dei cromosomi causato dal dimezzamento di massa dovuto alla scissione longitudinale, potrebbe avere importanza anche per la conoscenza delle costanti fisiche loro, se, come prima approssimazione, consideriamo costanti durante questo breve periodo, le condizioni esterne. Qui infatti — diversamente dal caso dell'accorciamento degli elementi cromatici originarii, che si verifica dal primo inizio della mitosi alla metafase — conosciamo: il momento nel quale si inizia il processo (momento della scissione longitudinale); la lunghezza iniziale (lunghezza dei cromosomi al momento della scissione longitudinale); ed il disquilibrio tra la condizione di equilibrio e quella di partenza.

Lo spostamento dei singoli elementi cromatici nell'ascensione polare anafasica, poi, ci permette anche di conoscere con relativa esattezza lo spazio di tempo trascorso fra il momento dell'inizio del processo e quello che si esamina, tanto più che, essendo abbastanza rapido il passaggio dalla posizione equatoriale a quella polare, le differenze di posizione dei cromosomi lungo questo percorso sono un indice cronometrico abbastanza delicato. Come prima approssimazione si può dire che le metà prodotte dalla scissione longitudinale raggiungono nuovamente una larghezza sensibilmente eguale a quella dei cromosomi metafasici, pochissimo dopo la fine della loro migrazione anafasica, cioè in un tempo che non deve essere molto diverso da cinque minuti primi ¹⁾. Ora chi consideri che la viscosità dei cromosomi non deve essere molto maggiore di quella di una soluzione di gelatina ai limiti della fluidità, e specialmente tenga presente la piccolezza dei valori assoluti delle dimensioni cromosomiche, dovrà necessariamente concludere che la tensione superficiale fra la fase cromosoma e l'ambiente esterno che è causa dell'accorciamento, nemmeno in questo periodo, durante il quale è probabilmente massima, deve raggiungere un valore assoluto abbastanza notevole. In ottimo accordo con queste considerazioni stanno le osservazioni sul vivo fatte da HEIDENHAIN sull'accorciamento dei cromosomi di mitosi di larve di tritone durante l'anafase, poichè egli vide appunto (07 p. 167) « dass ganz lange

¹⁾ Cfr. p. es. JOLLY '04.

Chromosomen in wenigen Augenblicken sich energisch zusammenziehen », ciò che si comprende se, come abbiamo detto, avvenuta la scissione longitudinale gli elementi cromatici vengono a trovarsi rapidamente in condizioni di grave disquilibrio con l'ambiente.

3. Altri aspetti della divisione longitudinale

La divisione longitudinale di cromosomi elicoidi e gli strepsinemi.

In intimo rapporto con questo problema del momento al quale si verifica la divisione longitudinale, è anche la questione dell'origine di quelle speciali coppie di elementi cromatici mutuamente intrecciati, che si osservano alla profase di parecchie mitosi, ma che sono state elevate all'altezza di indice di un ipotetico accoppiamento di cromosomi (naturalmente, secondo gli autori, di quelli di origine paterna con quelli di origine materna) nella profase della prima divisione di maturazione di cui tali immagini sono state e sono ancora da parecchi, considerate caratteristiche.

I primi casi ¹⁾ e gli esempi più caratteristici, sono stati infatti osservati proprio nella profase della prima divisione di maturazione maschile delle monocotiledoni, e fenomeni simili sono stati anche trovati altrove per questo genere di mitosi; ma probabilmente tale maggiore frequenza dipende soltanto dalla maggiore frequenza con la quale le mitosi di maturazione sono state studiate da coloro che credevano e credono di trovarvi senz'altro la spiegazione sicura dei problemi dell'eredità, del sesso e così via.

Invero, osservazioni di coppie di elementi cromatici mutuamente intrecciati sono state fatte, e già da parecchio tempo, anche in cellule somatiche: ricorderò p. es. quelle di BUSCALIONI ('98 p. 289, tav. 16 fig. 43 e 46) per mitosi di endosperma di *Vicia faba*, e quelle molto più recenti di HÄCKER ('07 p. 106 e '09¹) per le mitosi di Tripilce. Tale constatazione, come molto giustamente ha fatto osservare HÄCKER ('09¹), basta di per sé ad escludere che questo fenomeno abbia il significato che gli si è voluto attribuire.

La naturale interpretazione è invece quella che considera tale attorcigliamento mutuo come il semplice effetto della scissione longitudinale di un filamento cromatico pel quale persistono ancora

¹⁾ MOTTIER '96 p. 173, tav. 3 fig. 2.

al momento in cui quella si effettua, un certo numero di torsioni elicoidi. In tale condizione la scissione longitudinale dovrà necessariamente produrre due metà che rimarranno mutuamente intrecciate fino a che le torsioni dei due elementi cromatici non siano scomparse.

In favore di questa semplice interpretazione, che è stata del resto quella che hanno subito vista tutti coloro che si sono occupati obbiettivamente del fenomeno fin dai primi tempi in cui questo è stato scoperto ¹⁾, oltre i fatti citati che sarebbero del resto da per se sufficienti, parlano anche altri argomenti. Infatti per quanto irregolari siano le torsioni, costantemente quelle di un elemento corrispondono esattamente a quelle dell'altro elemento, ciò che è naturale se dovuto alla scissione longitudinale di un unico elemento ma che sarebbe molto meno chiaro se fosse effetto di associazione. È opportuno a questo proposito insistere sulla considerazione che, perchè un avvolgimento elicoidale mutuo regolare esista, è necessario che ambedue i filamenti abbiano in ogni segmento un senso identico di torsione, cioè dovranno essere in quella determinata regione ambedue destrorsi o ambedue sinistrorsi, ma non potrà mai una coppia risultare di un filamento destrorso e di uno sinistrorso ²⁾. Questa constatazione è importante per finire di eliminare l'illusione che il verso delle torsioni destrorso o sinistrorso potesse essere, come per i cristalli enantiomorfi di alcuni stereoisomeri, l'indice morfologico di una opposizione fra le due cromatine di diversa origine sessuale.

È infine da ricordare, come la più sicura dimostrazione del fatto che una coppia formata da due elementi allungati intrecciati fra di loro può avere realmente origine per scissione longitudinale

¹⁾ Cfr. p. es. MOTTIER '96 p. 173; DE SINÉTY '01 p. 129-130; JANSSENS e DOUMEZ. '03 p. 434 e ss.; HAECKER '07 p. 106 e '09¹; STOMPS '11 p. 281 etc.

Fra tutti però ricorderò specialmente GRÉGOIRE ('99 p. 249) poichè è stato quello che ha per primo più chiaramente espressa questa naturale spiegazione del fenomeno, combattendo l'interpretazione emessa da DIXON dell'origine dell'intreccio da accoppiamento di elementi isolati; cioè proprio quell'ipotesi che egli undici anni dopo doveva cercare di difendere a tutti i costi (GRÉGOIRE '10 spec. p. 353 e 355), per combattere la semplice e naturale interpretazione eumitotica delle divisioni di maturazione.

²⁾ Di ciò è molto facile persuadersi con eliche formate da filamenti metallici.

di un unico elemento elicoidale, che questo è proprio il caso che si verifica, secondo le osservazioni di SCHAUDINN ('04 p. 431 fig. 17), nella moltiplicazione degli *Spirochacte*.

Non si deve però escludere a priori che in qualche caso l'avvolgimento elicoidale mutuo di due filamenti non possa essere effetto, invece che di scissione di un unico elemento, cioè di un aumento di superficie, di associazione di filamenti isolati, specialmente quando si tratti di tendenza ad una diminuzione di dispersità¹⁾ ed i filamenti fluitanti siano relativamente pochi in un determinato volume e liberi quindi di spostarsi e di associarsi. Questa limitazione è consigliata dalle interessanti osservazioni di ROSENBERG ('09 p. 170 fig. 17-22 e 24) di produzione artificiale di coppie di elementi cromatici nei nuclei di cellule glandolari di *Drosopa* correlativa alle progressive diminuzioni di dispersità che si verificano durante la loro attività fisiologica (cfr. p. 44 e 104), e specialmente dalle osservazioni di QUINCKE²⁾ di fenomeni simili per sostanze non organizzate. È però molto improbabile che nell'interno del nucleo, per i lunghi filamenti profasici possano verificarsi le condizioni sopra esposte necessarie per la realizzazione del fenomeno.

In ogni modo però, dato che in qualche occasione anche per la cromatina si formassero coppie di filamenti intrecciati da associazione di elementi isolati³⁾, non si avrebbe a che fare che con un fenomeno dovuto alle semplici forze della fisica molecolare delle sostanze anche non organizzate, e non sarebbe proprio nemmeno allora il caso di innalzarvi sopra montagne di ipotesi grandiose.

¹⁾ L'avvolgimento elicoidale è forse il modo col quale due filamenti possono presentare il minimo sviluppo di superficie possibile, senza fondersi o subire una diminuzione di lunghezza.

²⁾ QUINCKE '94 tav. 8 fig. 7 (forme mieliniche da acido oleico); '02¹ p. 708 (budelli formati da granuli di Na^2CO^3 in soluzione di Ca^{++}); '02² p. 17 (globuliti di $CuSO^4$ da soluzione acquosa versata in alcool a 96°); '02³ p. 987 (forme di precipitazione di As^2S^3 colloidale per azione di soluzione di $CuSO^4$); '03¹ p. 195-6, fig. 121 a e b (filamenti formati da albume d'uovo disseccato sul mercurio).

³⁾ Anche MEYER ('08) che sostiene appunto l'origine delle coppie di filamenti per scissione di un filamento unico, non esclude la possibilità di associazione di filamenti in qualche caso eccezionale. Non è del resto improbabile che qualche volta accoppiamenti più o meno irregolari dipendano da artefatti di preparazione, non essendo la fissazione che una artificiale e irreversibile diminuzione di dispersità della cromatina (cfr. anche p. 231).

Il modo di separazione in due metà della massa di cromatina profasica.

Una questione che, pure non avendo importanza per il nostro argomento della morfologia della cromatina, è nondimeno intimamente connessa con i fenomeni ora analizzati, è quella del modo di separazione in due metà equivalenti della massa originaria di cromatina suddivisa nei singoli cromosomi metafasici.

Avvenuta la scissione longitudinale metafasica degli elementi cromatici, seguendo lo schema classico della cariocinesi dovuto a FLEMMING si afferma che a ciascun polo della cellula migri una metà di ciascuno degli elementi originarii. Tale opinione ha avuto sì può dire fino a questi ultimi tempi unanime consenso, benché si possa ricordare che nel 1886 BERTHOLO (⁸⁶ p. 204) giustamente dubitava se anche nelle mitosi in cui sono molti i cromosomi, realmente valesse per tutti gli elementi cromatici ciò che si può affermare con sicurezza nelle mitosi con pochi cromosomi, cioè se le due metà in cui ognuno di essi si divide migrino ai due poli opposti.

Che ciò realmente in molti casi non avvenga, specialmente allorché il numero dei cromosomi comincia a diventare molto alto e si alterano le normali condizioni della mitosi, ho avuto occasione di mostrare più particolarmente altrove (¹¹ p. 152). Qui ricorderò solo che DEHORNE (cfr. spec. ¹¹) ha creduto di poter affermare come generalmente valida l'ascensione polare in una stessa direzione delle due metà nelle quali ciascun elemento si divide alla metafase, in modo da dovere sostituire alla interpretazione classica di FLEMMING quella di una separazione della massa dei cromosomi iniziali in modo tale che di essi una metà vada in una direzione ed una metà vada nell'altra. In questo modo cioè la nota scissione longitudinale metafasica non separerebbe parti destinate a due cellule diverse nella mitosi in questione. Dal punto di vista del numero dei cromosomi che si osservano all'anafase tra le due interpretazioni non vi è differenza, essendo perfettamente equivalente n e $2 \frac{n}{2}$.

Per decidere la questione, resta solo da discutere se il fenomeno di un certo parallelismo di alcuni degli elementi cromatici che anche io ho avuto occasione qualche volta di constatare, possa avere il valore che gli attribuisce DEHORNE.

Benchè qualche volta realmente si rimanga in dubbio per qualche cromosoma, nondimeno si può essere certi che non si tratta punto di un fenomeno generale, perchè proprio nelle mitosi in cui i cromosomi si trovano all'inizio dell'ascensione polare, coppie di elementi paralleli di forma e di grandezza eguali, in ciascuna delle due metà della figura cariocinetica, non se ne vedono. Solo nelle anafasi più avanzate e nelle telofasi posteriori al « tassement polaire » obbiettivamente davvero si riscontra qualche coppia, ma naturalmente in tali casi non è possibile decidere se si tratti di avvicinamenti secondarii (cfr. p. 229), ovvero di scissione solo anafasica di qualche cromosoma migrato indiviso ad uno dei poli. Specialmente poi quando le due metà, in cui gli elementi cromatici si dividono alla metafase, restano riunite per l'estremità per un periodo più o meno lungo dell'ascensione polare (cfr. P. DELLA VALLE '11² pag. 161 e 187; cfr. anche WINIWARTER '12 p. 171). Merito di DEHORNE però resterà certo quello di aver richiamata l'attenzione su questa possibilità di spiegazione del meccanismo della divisione in due parti uguali della massa di cromatina originaria anche nelle mitosi normali ¹⁾.

In ogni modo per il nostro argomento ciò che ci interessa è che, tanto nell'interpretazione di FLEMMING quanto in quella di DEHORNE, all'anafase la massa di cromatina in ciascuna delle due cellule figlie finisce per essere eguale a metà della massa di cromatina contenuta alla profase nella cellula madre.

¹⁾ Invece, molto più ipotetica e punto accettabile è la complicata interpretazione completa del ciclo mitotico fondata da DEHORNE, oltre che su questo fenomeno anche su di una più o meno illusoria nuova scissione longitudinale telofasica di cui avremo occasione di parlare in seguito e su di un parallelismo a coppie di cromosomi profasici assolutamente inesistente. Contro di tale interpretazione del resto, oltre questi dati di fatto, stanno anche i casi di numero dispari di cromosomi metafasici; come p. es. tipicamente avviene nella prima mitosi a tre cromosomi dell'ibrido *monovalens* × *bivalens* dell'*Ascaris megalocephala*.

VI. La dissoluzione dei cromosomi

1. La sparizione dei cromosomi e la soluzione dei gel.

I fenomeni telofasici.

Artefatti e preconcetti.

Obbiettivamente, il fenomeno delle modificazioni morfologiche che subiscono i cromosomi durante il periodo telofasico, da che cominciano le loro prime alterazioni fino a che di essi non è più riconoscibile alcuna traccia, è stato oggetto di studi di varii citologi cominciando dalle ricerche classiche di RETZIUS ('82 p. 138 e ss. e tav. 14) per finire a quelle della scuola di GRÉGOIRE, di TELLYESNICZKY, della BONNEVIE, di SCHNEIDER e di DEHORNE.

Qui però più che altrove in citologia è quasi impossibile conoscere quale sia il vero andamento dei fenomeni. L'osservazione sul vivo quasi non fa vedere nulla ¹⁾, e l'osservazione dei preparati fissati e colorati dà risultati che non possono essere certo considerati come corrispondenti alla verità, poichè gravissime debbono essere le alterazioni prodotte in un sistema come quello che ora analizzeremo, da reagenti che in tanto hanno *fissato* in quanto hanno *coagulato*.

Un merito però delle ultime ricerche (che tutte, tranne quella di TELLYESNICZKY, risentono molto dell'interpretazione individualistica del nucleo a riposo che gli autori accettavano), è stato di avere seppellita definitivamente la credenza nel dispirema telofasico che FLEMING aveva creduto dapprima di riconoscere ²⁾ e che è passato nei manuali specialmente in grazia della elegante simmetria che per merito suo e dell'equivalente spirema profasico veniva così a prendere la semplice e semplicista descrizione dei fenomeni mitotici.

¹⁾ Cfr. p. es. FLEMING '82 p. 238.

²⁾ È però da notare che anche FLEMING riconobbe ('82 p. 242 e fig. K 3 p. 205) l'esistenza di telofasi con residui cromosomici completamente indipendenti l'uno dall'altro. Cfr. anche BERTHOLD '86 p. 206.

Ma, per un'analisi ulteriore, piuttosto che ritornare con gli autori ora citati alla descrizione ed alle discussioni su questi artefatti di preparazione, è opportuno seguire anche qui il metodo che abbiamo finora adoperato, cioè cercare di riconoscere quali dei fenomeni che si verificano durante la telofase possono essere considerati come indipendenti dalle manipolazioni adoperate e certamente reali, per risalire con l'analisi fisica di questi all'interpretazione complessiva dei fenomeni.

I fenomeni certamente obbiettivi.

Sicuri sembra che si possano considerare specialmente i seguenti punti: I. Che il volume di ciascun elemento cromatico dalla fine del « tassement polaire » in poi va progressivamente aumentando. II. Che ciò avviene specialmente per un aumento delle dimensioni trasversali e relativamente molto meno per aumento delle dimensioni longitudinali. III. Che la colorabilità dei cromosomi per unità di volume diminuisce. IV. Che i limiti di ciascun elemento verso l'ambiente che lo circonda divengono progressivamente più indecisi, e quindi diminuisce anche la loro individualizzazione reciproca nonostante che vada aumentando la distanza interposta tra loro. V. Che parallelamente sembra anche che diminuisca l'omogeneità interna in modo che compaiono nella loro massa parti più dense e parti meno dense. VI. Che mentre diminuisce la nettezza dei limiti di ciascun elemento, il territorio che li comprende ¹⁾ si individualizza rispetto al resto del citoplasma, e, per un certo tempo, cresce anche di dimensioni. VII. Che negli stadii sempre più avanzati non si può più parlare di rigonfiamento dei singoli elementi, ma di scomparsa, per l'aumentare dell' indecisione dei contorni e della corrosione interna. VIII. Che il grado della corrosione è identico per tutti i cromosomi di una mitosi, ma i primi a scomparire sono quelli di dimensioni minori. IX. Che però tutti i cromosomi finiscono per scomparire a causa di questa corrosione. X. Che questi fenomeni procedono con una velocità decrescente e gli ultimi sono probabilmente lentissimi.

Una particolarità interessante che sembra sicuro che qualche volta si verifichi è anche quella della sparizione dei cromosomi, in-

¹⁾ Il fenomeno della ricostituzione del nucleo con l'intercalazione di uno stadio a cariomeriti non ha bisogno di una speciale trattazione.

vece che nel modo ora indicato, per risoluzione di filamenti cromatici in granuli liberi di dimensioni progressivamente minori ¹⁾.

Restano poi anche due altri fenomeni che possono realmente qualche rara volta osservarsi in questo stadio, ma che non sono certo costanti come alcuni hanno voluto sostenere, facendosi ingannare più o meno in buona fede dalle apparenze dovute ai fenomeni di reale corrosione e dai gravi ed inevitabili artefatti di preparazione: la scissione longitudinale anafasica e le torsioni telfasiche dei cromosomi.

La scissione longitudinale anafasica.

Quanto al primo fenomeno, il numero dei casi in cui esso è stato realmente constatato, è straordinariamente scarso, e quei pochi appartengono quasi tutti alle mitosi di maturazione, ciò che però può non avere alcun significato, pensando che le ricerche su di queste formano una proporzione enorme di tutti gli studii recenti sulla mitosi. Appunto per il carattere anomalo di questo fenomeno, FLEMING ('87) che ne scoprì e descrisse il primo e più tipico esempio nella prima divisione di maturazione degli spermatociti di *Salamandra* chiamò « eterotipica » questa mitosi. Non è certo il caso di riferire la valanga di studii e di ipotesi che ha provocato questo fenomeno più o meno frequentemente connesso con la presenza di un numero di cromosomi ridotto; basterà rimandare a questo scopo al lavoro di GRÉGOIRE ('05) che con diligenza ed acume raro ha potuto dimostrare per tutti gli organismi studiati che la duplicità dei cromosomi all'anafase della prima divisione di maturazione, quando esiste, ha tutti i caratteri di una semplice divisione longitudinale solita e che non si ha alcun diritto di vedervi un accoppiamento di cromosomi ²⁾. Fra coloro che hanno creduto che il fenomeno potesse essere considerato costante, ricorderò fra i più recenti ³⁾ HEIDENHAIN ('07² p. 151, 160-1, 164-5), ma specialmente SCHNEIDER ('11) e DEHORNE ('11) ⁴⁾ che hanno esaminato prevalente-

¹⁾ Cfr. p. es. SCHELTZKANOWZEW '06 p. 456 per le mitosi delle cellule genetiche femminili di *Cunina proboscidea*; SCHUBERG e KUNZE '06 p. 246 e 249.

²⁾ Per la questione della persistenza di questa scissione longitudinale fino alla profase successiva cfr. Cap. VI § 2.

³⁾ Per gli autori precedenti cfr. GRÉGOIRE '04 p. 24-5; HEIDENHAIN '07² p. 165; DEHORNE '11.

⁴⁾ Per DEHORNE però si intende che si parla qui solo di quella che egli

mente mitosi somatiche. È però da considerare che le immagini sulle quali si fondano sono tanto diverse da quelle della tipica scissione longitudinale metafasica ed hanno tanto l'apparenza di essere prevalentemente arbitrarie interpretazioni di quelle immagini dei cromosomi telofasici fissati di cui abbiamo dichiarato di non volerci occupare, che non vale la pena di fermarsi ulteriormente su questo terreno insicuro ¹⁾. Nei casi invece in cui, come negli spermatoцити di *Salamandra*, si verifica realmente una scissione anafasica, questa ha caratteri assolutamente identici a quella metafasica e specialmente è un fatto degno della massima attenzione che essa si verifica per elementi cromatici, i quali per l'accorciamento anafasico sopra analizzato hanno tornato nuovamente ad avere spessore identico a quello che avevano i cromosomi alla metafase prima che si scindessero longitudinalmente, e non hanno ancora punto incominciato ad andare incontro ad alcuna corrosione.

Le torsioni elicoidi telofasiche.

Quanto alle torsioni telofasiche sulle quali BONNEVIE ('08 p. 450, 472-9, 494) ha richiamata l'attenzione, interpretandole come dovute ad un filamento elicoidale pericromosomico, e che SCHNEIDER ('11) e DEHORNE ('11) considerano invece come dovute all'intreccio mutuo di due filamenti nei quali si sarebbe scisso l'elemento primordiale unico, è molto probabile che costituiscano solo un fenomeno relativamente raro e limitato a singoli segmenti di singoli cromosomi. Nel massimo numero dei casi non sono invece altro, come abbiamo già detto, che illusioni più o meno facili dovute alle apparenze della irregolare corrosione telofasica e degli artefatti di preparazione. Per persuadersene basta guardare le stesse figure della BONNEVIE che, appunto perchè riproducono come eliche regolari tutti gli irregolari sfrangiamenti dei cromosomi telofasici, danno una immagine assolutamente inesatta specialmente di ciò che si può osservare negli stadii più avanzati. Del resto lo stesso BOVERI nel laboratorio del quale la BONNEVIE aveva eseguite alcune delle sue osservazioni, ha dichiarato espressamente ('09 p. 187-8) proprio

chiama « suddivisione » date le idee di questo autore sulla natura della « divisione », metafasica, che abbiamo esaminate a p. 230-1.

¹⁾ Del resto anche su questo terreno non sono mancate le critiche a tali affermazioni. Cfr. GRÉGOIRE e WYGAERTS '04 p. 25-26; NEMEC '10 p. 255.

per i cromosomi dei blastomeri di *Ascaris megalocephala* dei quali specialmente si era occupata la BONNEVIE, che solo qualche volta alla telofase si vedono forme che possono essere prese per eliche; ma che certamente non si tratta di un fatto generale, nemmeno per tutta la lunghezza di un cromosoma. Ciò ha espresso anche NEMEC ('10 p. 183, 252-5) facendo notare che l'andamento elicoidale della sostanza che costituisce i cromosomi telofasici certamente non è un fenomeno generale; e che nei casi in cui si può realmente osservare un comportamento simile, si ha a che fare con fatti od apparenze dovuti alla loro vacuolizzazione irregolare. Questo è anche il risultato delle mie osservazioni obbiettive sui preparati fissati e colorati: un andamento elicoidale esiste alla telofase solo qualche volta e solo in alcuni segmenti di alcuni cromosomi e sempre ad uno stadio della telofase non molto avanzato¹⁾; in tale caso la piccolezza delle parti impedisce di determinare il senso delle torsioni, ma è evidente, non solo che non esiste un filamento pericromosomico che si differenzia, ma che esiste una continuità assoluta tra queste forme e gli irregolari sfrangiamenti e le vacuolizzazioni che si osservano accanto, e quindi non si tratta certo di qualche cosa di regolare.

Le immagini dei cromosomi telofasici date da SCHNEIDER ('11) e da DEHORNE ('11) in tanto si avvicinano alla realtà più di quelle della BONNEVIE in quanto minore è la differenza di due fasce irregolarmente sfrangiate e variamente intrecciate dalla completa irregolarità di vacuolizzazione quale è stata sostenuta p. es. da GRÉGOIRE. Questa pure è la ragione per cui la rappresentazione di BONNEVIE ad eliche è relativamente più obbiettiva di quella che volesse vedervi due metà quasi rettilinee. Artefatti di preparazione debbono essere considerati molto verosimilmente anche i « cromioli » che HEIDENHAIN ('07 p. 150 e 161-5) ancora crede di potere riconoscere disposti in doppia fila alla telofase, mentre già FLEMING ('82 p. 242 fig. K 3) aveva mostrato che la tecnica citologica può far vedere, nei preparati fissati e colorati, anche granuli numerosissimi e disordinati nei cromosomi telofasici.

¹⁾ Cfr. anche HAECKER '09¹ fig. 5.

Rigonfiamenti e soluzioni artificiali di cromosomi metafasici.

A questa analisi dalla morfologia della cromatina durante il periodo della scomparsa fisiologica dei cromosomi alla telofase si riattecano anche gli interessanti studi fatti specialmente da SCHWARTZ ('87); ZACHARIAS '98); OES ('08 e '10) e NEMEC ('10 p. 178-180, cap. XIV p. 266-270, p. 304, 314-317, 324, 342 sull'artificiale alterazione e scomparsa dei cromosomi metafasici, ottenuta facendo agire sui tessuti diversi agenti fisici e chimici. I mezzi adoperati sono stati specialmente: le soluzioni debolmente alcaline, le soluzioni acquose di cloroformio, l'acqua a temperature diverse, le soluzioni plasmolizzanti p. es. di KNO_3 , le alterazioni cadaveriche spontanee (p. es. di radici in accrescimento lasciate morire in acqua satura di cloroformio o toluolo), il succo filtrato di parti fresche di piante pestate al quale sia stato aggiunto del toluolo e fatto agire ad una certa temperatura e così via. Nonostante però le grandi differenze di natura fra questi mezzi, dei quali alcuni avrebbero perfino pretese di reazioni microchimiche, morfologicamente le alterazioni che esse provocano sono sempre presso a poco le stesse, cioè: rigonfiamento più o meno notevole secondo l'intensità dell'azione, con tendenza dei cromosomi ad una forma più prossima alla sferica per quelli nastriformi; più o meno notevole vacuolizzazione e confluenza dei singoli elementi nei casi di alterazioni più gravi; completa sparizione dei cromosomi nelle alterazioni massime, residuando al loro posto solo coaguli informi più o meno notevoli. Solo nei gradi maggiori di alterazione i limiti dei singoli elementi divengono indecisi e sono quindi fissati come irregolarmente sfrangiati, mentre nelle forme meno gravi il rigonfiamento non è accompagnato da questa alterazione periferica.

Fenomeni simili per altre strutture citologiche.

Analogamente a ciò che abbiamo visto anche per le altre manifestazioni morfologiche della cromatina, la sparizione telofasica dei cromosomi è un fatto che trova numerosi casi analoghi in altre formazioni citologiche. Il più interessante di tali fenomeni è quello della scomparsa del nucleo vitellino che esiste solo transitoriamente durante lo sviluppo degli oociti di numerosi organismi, specialmente perchè tale scomparsa può avvenire anche per pro-

gressiva corrosione interna e diminuzione della nettezza dei suoi limiti verso il citoplasma ¹⁾.

Ma la somiglianza diviene addirittura identità di comportamento morfologico, quando, come nel caso del nucleo vitellino degli oociti di Copepodi studiati da MOROFF, la forma iniziale è straordinariamente simile a quella dei cromosomi, giacchè, come in questi, anche nei nastri del nucleo vitellino la superficie prima liscia, diviene progressivamente sempre più irregolare e sfrangiata e pezzi della loro massa si distaccano e vanno a sciogliersi più lontano nel citoplasma (cfr. MOROFF '09 p. 445-7).

Intimi sono pure i legami che hanno le forme che si possono osservare durante il processo della scomparsa dei cromosomi con quelle forme che possono presentare corpi endonucleari indipendenti dai cromosomi, note come risoluzioni nucleolari, che sono state scoperte e studiate da CARNOY e LEBRUN ('97 - '00) per gli oociti normali degli Anfibi, e da CERRUTI ('05, '06, '08) per gli oociti dell'organo di BIDDER degli Anuri e per gli oociti normali dei Rettili e dei Selaci.

È inoltre da ricordare, specialmente a proposito di quei casi in cui la scomparsa dei cromosomi avviene per progressiva frammentazione, il fatto che le cellule che hanno mitocondri allungati, allorchè sono in mitosi, ne presentano solo di granulari ²⁾; e che nelle cellule muscolari in mitosi la struttura miofibrillare scompare e si osservano nel citoplasma solo granuli isolati ³⁾. Tra i fenomeni citologici provocati artificialmente è poi specialmente importante la sparizione dei microsomi e la completa omogeneità anche ultramicroscopica che può essere prodotta da soluzioni debolmente alcaline nel macronucleo di Infusorii, in modo anche compatibile con la vita.

Più lontane ma non meno interessanti sono le analogie che il fenomeno della progressiva corrosione, frammentazione e scomparsa dei cromosomi, presenta con le apparenze che si verificano nella soluzione del nucleo nel citoplasma da me studiati di proposito in un precedente lavoro (P. DELLA VALLE '11¹⁾) e di cui anzi si pos-

¹⁾ Cfr. COTRONEI ('11 p. 62-3, e 74 e fig. 16-20) per la bibliografia anteriore e per nuove interessanti osservazioni e considerazioni.

²⁾ Cfr. p. es. LEVI '11 p. 181.

³⁾ Cfr. p. es. GALEOTTI e LEVI '94; SCHOCKAERT '09.

sono osservare in qualche caso le forme più leggere durante la divisione cellulare, come p. es. in alcuni Infusorii in cui il macronucleo si frammenta appunto durante tale periodo ¹⁾.

Sono da ricordare anche le disgregazioni di pile già formate e la risoluzione dei singoli eritrociti in goccioline ²⁾ per un riscaldamento del sangue a 56°, come pure la separazione dei blastomeri di Echinodermi per diminuzione della concentrazione del calcio nell'acqua di mare.

Rapporto fra la soluzione dei gel e dei cristalli di albuminoidi ed i fenomeni telofasici.

Nel campo delle sostanze non organizzate la scomparsa dei cromosomi trova non solo analogia, ma identità perfetta di tutti i fenomeni che abbiamo visto costanti o anche solamente accidentali per essa (cfr. p. 233), con quelli che si possono constatare nell'aumento di dispersità delle sostanze colloidali, specialmente nel caso della soluzione preceduta da rigonfiamento delle gelatine e dei cristalli colloidali, come apparirà dall'esame sistematico che ora ne faremo.

L'aumento di volume.

L'aumento di volume è fenomeno costante per gli emulsoidi solidi concentrati, posti in condizioni da poter assumere una proporzione maggiore del solvente. Questo fenomeno che di solito viene riportato ³⁾ all'esistenza di una struttura micellare, può essere constatato anche nelle piccolissime gocce microscopiche che si formano nella gelificazione, allorchè questa si fa regredire ⁴⁾, ed ha, come ha notato HARDY, molti punti di comune con i fenomeni di aumento di volume per progressivo assorbimento del solvente che si possono verificare da parte della fase interna di un sistema di due liquidi parzialmente miscibili con l'innalzamento della temperatura o nei sistemi ternarii per variazioni della percentuale del terzo componente, inversi a quelli che abbiamo visto (cfr. p. 66-7) provocare lo smescolamento. Non c'è bisogno di ricordare, poichè questo è appunto la proprietà loro più caratteristica, scoperta fin

¹⁾ P. DELLA VALLE '09 p. 137 nota.

²⁾ Cfr. M. SCHULTZE (65) e WEIDENREICH '03 p. 46 sgg.

³⁾ Cfr. p. es. WOLF. OSTWALD '10 p. 195.

⁴⁾ HARDY '00 p. 99.

dal 1849 da REICHERT ed in seguito varie volte studiata ¹⁾, che anche i cristalli colloidali sono rigonfiabili.

L'asimmetria del rigonfiamento.

Il rigonfiamento che così si ottiene, tende a fare assumere al corpo caratteri più prossimi a quelli dei liquidi; quindi in generale un corpo di forma diversa dalla sferica rigonfiandosi cercherà di approssimarsi a tale forma. Ciò senza contare le differenze dovute alla struttura anisotropa del corpo rigonfiabile ²⁾. Obbiettivamente, QUINCKE ('03² p. 63 v. anche p. 66, 78, 85) per il rigonfiamento di filamenti disseccati di tannato di gelatina posti nuovamente in acqua, ottenne per un aumento di volume da 1 a 13,7, un aumento di lunghezza solo da 92 a 108, ma un aumento di spessore da 7 a 24 ³⁾, cioè variazioni analoghe a quelle che si possono osservare pei cromosomi nei primi tempi della telofase.

La diminuzione di colorabilità.

La diminuzione di colorabilità come effetto di un rigonfiamento non ha bisogno di ulteriore esame dopo ciò che abbiamo detto nel Cap. 3, § 6.

L'aumento progressivo di dispersità.

La progressiva irregolarità ed indecisione dei singoli elementi e quindi la diminuzione della loro individualizzazione reciproca, trovano la loro naturale spiegazione nel comportamento della superficie di un corpo capace di rigonfiarsi, allorchè viene posto appunto nel liquido ⁴⁾ per effetto del quale si rigonfia. È noto dai

¹⁾ Cfr. p. es. SCHIMPER '81; BÜTSCHLI '94 p. 258-260; WICHMANN '99; SCHULZ '01; QUINCKE '02² p. 39-40; PRZIBRAM '04; REICHERT e BROWN '09 p. 76-7; KATZ '10 etc.

²⁾ Cfr. RECKE '94 per la parte teorica e per la parte obbiettiva p. es. REICHERT '49; VIRCHOW ('52 p. 238 e 239); SCHIMPER ('81 p. 148-154); GIARDINA ('05 p. 365) etc.

³⁾ Anche BÜTSCHLI ('95 p. 335) nel rigonfiamento di filamenti colloidali disseccati trova che la percentuale di aumento in spessore è maggiore di quella dell'aumento in lunghezza.

⁴⁾ Come è noto, BOVERI paragona (cfr. '04 p. 9; '09 p. 257) le metamorfosi telofasiche dei cromosomi all'emissione di pseudopodi da parte di un'ameba. Il paragone è evidentemente inadeguato, e se nei primi momenti vi può essere tra i due fenomeni una somiglianza formale, ciò dipende solo dal fatto

numerosissimi studi sopra questo argomento ¹⁾ che il fenomeno del rigonfiamento (che, come abbiamo ricordato, deve parte delle sue caratteristiche alla struttura micellare per la grandezza progressivamente maggiore degli alveoli esistenti nell'interno della massa ²⁾) è certamente intimamente connesso con la soluzione della sostanza. In generale i due fenomeni coesistono sempre e solo si tratta di proporzione maggiore dell'uno o maggiore dell'altro. Variando le condizioni, a volontà si può ottenere prevalentemente o rigonfiamento o soluzione della fase solida: p. es. per il sistema binario acqua-gelatina a temperatura relativamente bassa si ottiene specialmente rigonfiamento, a temperatura più alta soluzione ³⁾.

Nonostante però questa differenza dovuta forse al fatto che il fenomeno si esplica prevalentemente alla periferia o prevalentemente nella massa del colloide solido, è evidente, che, trattandosi di un fenomeno critico (cfr. p. 64) la nettezza della superficie di discontinuità fra la fase interna che si rigonfia e la fase esterna dovrà andare progressivamente diminuendo, e sarà specialmente poco netta quando il fenomeno si verifica con una intensità maggiore alla periferia che nell'interno, e diventerà assolutamente irriconoscibile qualunque limite quando il processo sarà notevolmente avanzato. Il fenomeno si può osservare benissimo seguendo il rigonfiamento di nastri di gelatina in acqua tiepida (cfr. Fig. 65) ¹⁾,

che anche nella produzione dei pseudopodii, come ha dimostrato RUMBLER, hanno grande importanza i fenomeni dovuti alla tensione superficiale. Appunto da questo punto di vista fisico il paragone era stato già fatto da BERTHOLD ('86 p. 206).

¹⁾ Cfr. p. es. WOLF, OSTWALD '10 p. 362-389; FREUNDLICH '10 p. 494 e ss.; M. H. FISCHER '10 p. 22-81.

²⁾ Cfr. p. es. WOLF, OSTWALD '10 p. 195, 295, 375.

³⁾ È molto importante ricordare a questo proposito che per i cromosomi NEMEC ('10 p. 304-5) ottenne rigonfiamento trattando le radici in accrescimento con acqua a 90° per 15; soluzione, con acqua a 99° per 5'', e tutte le forme intermedie con trattamenti intermedi. È degno di nota anche che nelle mitosi con cromosomi molto piccoli, questi scompaiono completamente con un piccolissimo riscaldamento (NEMEC '10 p. 307).

⁴⁾ Più istruttiva riesce l'osservazione se a stadii successivi del rigonfiamento e della soluzione si interrompe il processo, e si precipita il sistema, con uno dei fissatori istologici comuni (p. es. liquido di ZENKER, evitando le correnti di diffusione, ciò che si ottiene facendo giungere lentamente il fissatore attraverso un filo di cotone. In questo modo si avranno dinanzi anche gli artefatti di preparazione e l'identità con la dissoluzione telofasica apparirà ancora più chiara. Interessantissima a questo proposito è la descrizione di A. Fi-

ed è assolutamente identico al notissimo fenomeno dell'evanescenza progressiva fino alla completa sparizione del limite fra la fase li-

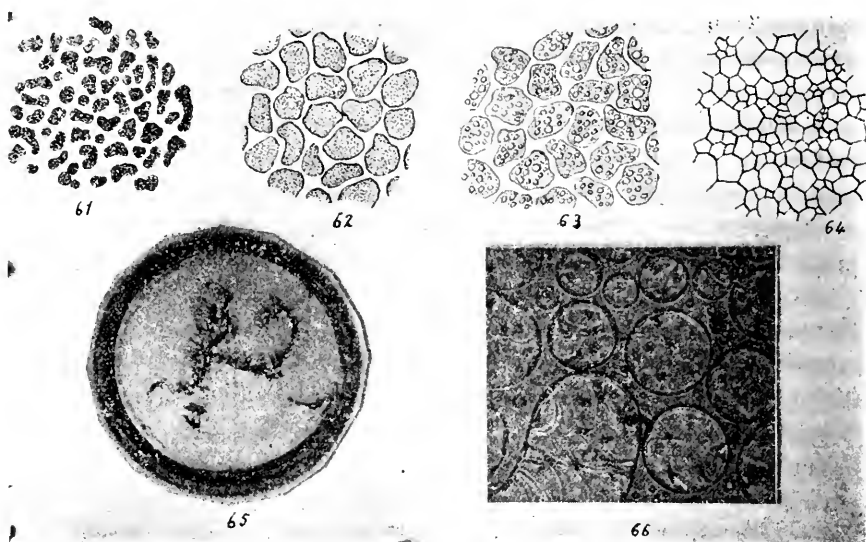


Fig. 61-66. — La diffusione dei gel e dei cristalli liquidi ed i fenomeni della telofase.

Fig. 61-64 (da FISCHER '99 p. 281 fig. 19 c-f) — Soluzione dei globuliti ottenuti precipitando con alcool una soluzione di albumose al 10%, per lenta aggiunta di acqua.

Fig. 65 (originale) — Precipitazione con lentissima aggiunta di liquido di ZENKER di budelli di gelatina semifluida posti in acqua tiepida.

Fig. 66 (da LEHMANN '06³ tav. 8 fig. 5) — Gocce di paraazossifenetolo, prodotte dalla confluenza di vari cristalli liquidi (La distinzione dei singoli territorii, visibile inizialmente, scompare in seguito).

quida e la gassosa nei tubi di anidride carbonica liquida, allorchè vengano lentamente riscaldati fino alla temperatura critica¹⁾.

Molto importante è dunque notare che il rigonfiamento è solo una apparenza relativamente poco importante, mentre il fatto essenziale è l'aumento di dispersità. Che poi questa si verifichi, specialmente nei casi di formazione di soluzioni colloidali, con il meccanismo di progressiva spontanea frammentazione, è un fatto che ormai sembra sicuro. Ciò che varia è solo l'ordine di grandezza

SEUER ('99 p. 283) della progressiva dissoluzione per azione di aggiunta di acqua ai granuli prodotti con la precipitazione mediante alcool di una soluzione di albumose al 5% (cfr. Fig. 61-64)

¹⁾ Lo stesso avviene nei miscugli binarii di liquidi parzialmente miscibili alla temperatura critica, anche per gocce relativamente piccole. Cfr. VON LEPKOWSKI ('11 p. 612).

delle particelle per le quali si verifica il fenomeno. VON WEIMARN ha visto infatti direttamente all'ultramicroscopio staccarsi numerose piccole particelle da un pezzo di gelatina che si andava sciogliendo in acqua ¹⁾; lo stesso hanno osservato TRAUBE-MENGARINI e SCALA ('10) nella scomparsa delle aggregazioni cristalline di granuli metallici colloidali, per aggiunta di acqua distillata; ed analogamente VON LEPKOWSKI ('11 p. 611), seguendo all'ultramicroscopio la scomparsa degli intorbidamenti critici, ha visto come dalla superficie delle goccioline preesistenti venivano proiettate all'esterno delle particelle come se fossero state strappate con grande violenza.

Molto interessanti a questo proposito, specialmente per il paragone con alcuni fenomeni di frammentazione cromosomica che si verificano all'inizio di alcune telofasi, sono le osservazioni che dimostrano come alcuni cristalloidi, posti in condizioni che tendono a produrne un aumento di dispersità, subiscono inizialmente una frammentazione progressiva secondo determinati piani di sfaldatura. In certi casi anzi (cfr. p. es. SCHIMPER ('81 p. 155-6) per i cristalloidi di semi di ricino posti in ammoniacale), questo è il solo effetto che si ottiene ²⁾.

A questi fenomeni si riattaccano pure quelli relativamente numerosi di spontaneo progressivo aumento di dispersità di emulsoidi e di suspensoidi per scomparsa delle particelle di dimensioni maggiori che si frammentano ulteriormente ³⁾. Questi fatti si ricollegano a quelli molto più noti ⁴⁾ delle così dette forme mieliniche ⁵⁾ (scoperte e studiate inizialmente proprio per sostanze che fanno parte della costituzione degli organismi da VIRCHOW ('54) per la mielina delle cellule nervose e da MAGGI ('76 per il citoplasma dei Protozoi ⁶⁾), benchè per queste il fenomeno fisico dell'aumento di dispersità abbia in modo più o meno sicuro nei diversi

1) Cfr. WOLF, OSTWALD '10 p. 377; FREUNDLICH '10 p. 315-6.

2) Cfr. anche p. 217.

3) V. bibliografia in WOLF, OSTWALD '10 p. 283-4.

4) Per la lunghissima bibliografia relativa cfr. p. es. WOLF, OSTWALD '10 p. 296-7 e FREUNDLICH '10 p. 473-4.

5) È impressionante la somiglianza di forma tra una risoluzione nucleolare a polilabema (CERRUTI '05) ed una goccia di acido oleico posta in liquido alcalino per la formazione da essa di « forme mieliniche » (cfr. p. es. QUINCKE '94 p. 603, tav. 8 fig. 5). Quest'analogia è stata già notata da ALBRECHT ('02 p. 822).

6) Cfr. per le notizie attuali al riguardo FAURE-FRÉMIET '10¹ p. 469-471.

casi un substrato chimico. Esiste quindi una continuità assoluta fra la formazione spontanea di soluzioni colloidali e la frammentazione macroscopica che si può p. es. ottenere versando in acqua una soluzione più o meno concentrata p. es. di acido oleico in alcool assoluto ¹⁾).

Tutti questi casi in cui viene raggiunto un equilibrio che richiede uno sviluppo di superficie maggiore partendo da uno sviluppo di superficie minore, sogliono essere spiegati, ammettendo con LORD KELVIN e WILH. OSTWALD ('02 p. 684-5), e con VAN T'HOFF e DONNAN ('01 e '03), WOLF. OSTWALD ('10 p. 37, 129, 135) ed altri ²⁾, l'esistenza di una tensione superficiale negativa che tenderebbe a produrre un aumento invece che una diminuzione dello sviluppo di superficie del sistema ³⁾).

Conchiudendo possiamo affermare che l'indecisione progressiva dei limiti cromosomici alla telofase è una conseguenza necessaria del fatto che il rigonfiamento e in generale la diluizione di un emulsoide, è sempre accompagnata da un aumento di dispersità ⁴⁾. Ciò, come si comprende, dimostra pure che la sparizione dei cromosomi per via di progressiva frammentazione non differisce dal normale rigonfiamento accompagnato dalla progressiva evanescenza dei limiti e della forma dei singoli elementi che solo apparentemente, ma ambedue costituiscono, invece, due apparenze diverse che può assumere un unico fenomeno ⁵⁾ e si completano e spiegano quindi perfettamente a vicenda.

La corrosione interna.

La esistenza di una ineguale alterazione nelle diverse parti della massa e la consecutiva perdita di omogeneità che è causa fon-

1) Cfr. P. DELLA VALLE '11¹ p. 13-14 nota. Il fenomeno assume aspetti più simili a quelli della corrosione dei cromosomi nel caso della soluzione di una massa vischiosa, p. es. di oleato di ammonio in alcool debole, poichè contemporaneamente si osserva lo sfrangiamento della massa a causa di parti che vengono stracciate da essa, e la soluzione progressiva. Fenomeni identici si osservano p. es. nella soluzione del caucciù in benzina dopo che quello ha raggiunto il limite di rigonfiamento (cfr. BARY '11).

2) Cfr. anche FREUNDLICH '10 p. 156-160.

3) Per una critica a tale ipotesi e per una spiegazione fondata invece sulla teoria molecolare cfr. SMOLUCHOWSKI '07.

4) WOLF. OSTWALD '10 p. 261.

5) Cfr. p. es. QUINCKE '02³ p. 812 fig. 91 e '94 p. 607 per casi di frammentazione di parti che si vanno sciogliendo.

damentale di tutte le illusioni telofasiche ¹⁾, è anche un fatto frequente nei fenomeni di aumento di dispersità e costante allorché questa si verifica sotto la forma di rigonfiamento dei colloidi solidi, siano questi isotropi o cristallini. Per gli aumenti di dispersità p. es. dei liquidi, ricorderò le apparenze che assume frequentemente la parte centrale di una goccia di un liquido posta alla superficie di un altro col quale essa sia parzialmente miscibile ma sul quale tenda ad espandersi. Alcune delle figure che LEHMANN ('88 p. 260 fig. 113) riporta di tali fenomeni, somigliano molto da vicino a quelle della struttura interna dei cromosomi telofasici. Quanto al rigonfiamento dei colloidi, per quelli isotropi si possono p. es. ricordare le descrizioni di A. FISCHER ('99 p. 278) e di QUINCKE ('02³ p. 797 e 1012) sulla formazione e sul progressivo aumento di grandezza di cavità nell'interno di una massa di colloide che si va rigonfiando, descrizioni che potrebbero essere riportate integralmente per le alterazioni telofasiche dei cromosomi. Per il rigonfiamento dei gel cristallizzati che ancor più ci interessano si possono menzionare p. es. le osservazioni di WAKKER ('88 p. 469) sulla corrosione anche maggiore all'interno che all'esterno dei cristalloidi di *Derbesia Lamourouxi* e di *Codium*, per effetto di deboli soluzioni acide o alcaline; gli altri fenomeni analoghi riferiti da SCHIMPER '81 p. 159-160; ed anche le numerose osservazioni sulla corrosione dei granuli di amido ²⁾, per effetto del rigonfiamento fisico o della corrosione chimica e sulle alterazioni progressive dei granuli di vitello durante lo sviluppo.

Sono da ricordare a questo proposito i fatti che dimostrano che i colloidi solidi possono essere compenetrati anche profondamente oltre che dalle sostanze che ne provocano la semplice soluzione anche da quelle che li alterano chimicamente come p. es. dai

¹⁾ Fra tutte le descrizioni minute delle apparenze dei cromosomi telofasici fissati e colorati, quella relativamente più obbiettiva, almeno nei primi stadii, è quella data da GRÉGOIRE ('04), appunto perchè la più semplice e la più prossima alla descrizione del processo di rigonfiamento e soluzione di un gel. Questa poi è stata appunto l'idea dominante di TELLYESNICZKY ('05 p. 420) nella sua descrizione dei fenomeni telofasici.

²⁾ Cfr. p. es. BIEDERMANN '98 p. 147, tav. 2-3, fig. 12. Il disordinamento molecolare interno comincia fin dai primi inizi del rigonfiamento secondo le osservazioni ultramicroscopiche di GAIDUKOW ('06³ p. 586). Per una analisi fisico-chimica del fenomeno del rigonfiamento-soluzione dei granuli d'amido cfr. SAMEC '12. Cfr. anche p. 73.

fermenti ¹⁾. Identico quindi sarà l'aspetto morfologico col quale ci apparirà tanto una fluidificazione in cui il colloide non abbia subito metamorfosi della sua costituzione chimica, quanto una che sia invece l'effetto di tale alterazione, e non abbiamo quindi il diritto, in base a tali apparenze morfologiche, di parlare piuttosto dell'uno che dell'altro ordine di fenomeni.

La ricostituzione del nucleo.

Il problema della ricostituzione di una individualizzazione del territorio nel quale si vanno dissolvendo i cromosomi e dell'aumento delle dimensioni di questo, è perfettamente corrispondente a quello trattato a p. 79-83 per la scomparsa di tale individualizzazione parallelamente alla comparsa dei cromosomi. Abbiamo visto ivi che solo con un sistema almeno quaternario è possibile realizzare un simile fenomeno, e, come si comprende, gli stessi ragionamenti ivi sviluppati, valgono anche in questo caso che non è che il fenomeno inverso di quello. Se infatti partiamo da una condizione di cose in cui A ²⁾ si trova sospesa in un mezzo omogeneo risultante da $B + C + D$, se la proporzione di D diminuisce, si verificherà uno smescolamento di B e C , ma, per la solubilità di B in A , il fenomeno prenderà specialmente l'aspetto della soluzione di A in una nuova fase che la compenetra e la circonda. Poichè la scomparsa dei cristalli di A (se A era capace di cristallizzare) è funzione della comparsa di B , si comprende subito come la scomparsa dei cromosomi proceda parallelamente all'individualizzazione ed all'aumento delle dimensioni del nucleo ³⁾ e come i limiti di questo possano essere anche lontani dai limiti cromosomici.

Come si vede, in questo modo la scomparsa dei cromosomi viene ad essere realmente ed in modo semplice il fenomeno inverso

¹⁾ DAUWE '05.

²⁾ Ricordo che A , B , C , D sono supposte con le solubilità reciproche nelle quali si trovano fra loro p. es. la paraffina, lo xilolo, l'acqua e l'alcool. Le modificazioni morfologiche della cromatina e del nucleo durante la mitosi provano che le proprietà di solubilità reciproche della cromatina, del karioplasma e del citoplasma debbono stare fra di loro appunto come A , B , C .

³⁾ Molto importanti sono a questo proposito i risultati di alcune esperienze di COXKIN ('12 p. 77-78), dalle quali risulta che la dissoluzione dei cromosomi è tanto più completa quanto maggiore è la quantità di karioplasma disponibile; ed anche in modo evidente che il karioplasma proviene dalla fase esterna ai cromosomi, essendo tanto più abbondante quanto più abbondante è la quantità di citoplasma nel quale essi si trovano immersi.

della formazione loro alla profase, nonostante la grande differenza delle apparenze morfologiche, che in fondo, come abbiamo visto, sono proprio le stesse differenze che esistono fra il modo di comparsa per smescolamento di una fase specialmente colloidale e capace di cristallizzare da una fase fluida preesistente, e il modo della sua scomparsa per omogeneizzazione con quella.

Rapporti fra rigonfiamento e soluzione.

Dato ciò che abbiamo detto a proposito dei rapporti che esistono fra rigonfiamento dei colloidi solidi e la loro soluzione, si comprende perfettamente che, nei gradi di rigonfiamento molto avanzati, specialmente se i limiti già cominciavano ad essere indecisi fin da principio, non si può più parlare di rigonfiamento, giacchè questo può esistere solo quando la differenza fra la composizione delle due fasi è ancora notevole e il processo avviene lentamente senza alterare la continuità della superficie di separazione. Le osservazioni sopra riferite di dispersione di particelle da ultramicroscopiche a macroscopiche dalla superficie, che fanno assumere contorno sempre più sfrangiato alla massa, rendono impossibile di credere alla esistenza di alti gradi di rigonfiamento regolare senza dispersione di particelle, nel caso dei cromosomi, giacchè questi fin da principio nella telofase normale mostrano appunto aspetto sfrangiato e sempre più lo assumono col progredire del fenomeno, fino a divenire irricognoscibili lembi corrosi ed a sparire completamente. A processo completato il nucleo non sarà più che una soluzione colloidale di cromatina più o meno omogenea¹⁾. L'unico caso in cui si abbia il diritto di parlare ancora di semplice rigonfiamento, è quello in cui i limiti degli elementi che si rigonfiano sono ancora visibili come linee semplici regolari ed in cui gli agenti capaci di far regredire il fenomeno fanno riprendere la forma iniziale²⁾. Nei cromosomi questo è forse il caso di vari di quei rigonfiamenti causati p. es. da OES e da NEMEC con l'acqua calda e con altri metodi³⁾; ma non lo è certo per la telofase normale, tanto

1) Naturalmente un simile sistema, con agenti coagulanti, apparirà come un « *reseau de reseaux* » (GRÉGOIRE '04, allo stesso modo come appare tale una soluzione di albumi d'uovo precipitata piuttosto lentamente con fissatori istologici diluiti.

2) Cfr. SCHWARZ '87 p. 88.

3) Cfr. p. es. NEMEC '10 fig. 113 e 114. Anche in questi casi però, nei gradi più alti i cromosomi confluiscono fra di loro (cfr. NEMEC '10 p. 267, 269, 304-5, 342-3).

più che ivi il limite complessivo del loro territorio (la « membrana nucleare »), si forma lontano da essi, mentre se solo di rigonfiamento si trattasse, il limite dei cromosomi più esterni dovrebbe finire per essere proprio il limite del loro complesso ¹⁾.

Uniformità di soluzione e di natura.

L'identità sensibile del grado di corrosione dei diversi cromosomi è nuovo indice obbiettivo della loro assoluta omogeneità ed identità di natura, ²⁾ giacchè diversa è la velocità di rigonfiamento e di soluzione di colloidi diversi in condizioni identiche, e quindi ciò ottimamente si accorda con quanto abbiamo detto a p. 90, 124-142, 166.

La più rapida sparizione dei cromosomi di dimensioni relativamente minori ³⁾, è un semplice effetto della legge, deducibile teoricamente dai principii della termodinamica ⁴⁾ della maggiore solubilità delle particelle di minori dimensioni e quindi con uno sviluppo di superficie relativamente maggiore.

Cause di incompleta soluzione.

La scomparsa completa finale di tutti i cromosomi è conseguenza necessaria dei due ultimi fenomeni esaminati: la dispersione progressiva sempre più completa col progredire delle condizioni che permettono la soluzione, e l'identità di comportamento di tutte le parti di composizione identica. Incompleta, si comprende, sarà solo quando le cause che producono la dispersione (p. es. la quantità del solvente, come in alcune delle esperienze di CONKLIN '12), non giungeranno per una causa qualunque a superare il limite minimo necessario; ed in questi casi si osservano fenomeni che esamineremo di proposito nel prossimo capitolo.

¹⁾ Cfr. anche Cap. VI, § 2.

²⁾ Fa solo eccezione il « Chromatin-nucleolus » che è quindi di natura certamente diversa dagli altri cromosomi, così come certamente diversi da quelli debbono essere i cristalloidi studiati da ZIMMERMANN ('93²).

³⁾ Per la dissoluzione artificiale in mitosi di piante diverse cfr. NEMEC '10 p. 307.

⁴⁾ ROTHMUND '98; HULLETT '01; WILHE. OSTWALD '02 p. 291, 362 e P. DELLA VALLE '11¹ p. 16-17.

Il rallentamento della soluzione.

Il progressivo rallentamento della sparizione dei cromosomi alla telofase, è nuova prova dell'identità di questi fenomeni con quelli di soluzione e di rigonfiamento delle sostanze colloidali, per la rapidità delle quali vale come prima approssimazione la legge di NEWTON della proporzionalità di questa al disquilibrio esistente in un determinato momento fra la condizione del sistema e la condizione rappresentata dall'equilibrio finale al quale esso tende ¹⁾. Questo fenomeno generalissimo e semplicissimo, ha contribuito enormemente, come vedremo fra poco, a far credere alla continuità genetica fra i cromosomi di mitosi successive, a causa della grande lentezza con la quale si finiscono di sciogliere gli ultimi residui degli elementi cromatici.

Resta l'analisi fisica dei fenomeni più o meno eccezionali della presenza di una scissione longitudinale anafasica e di eliche telofasiche.

Analisi fisica dei casi di scissione longitudinale anafasica.

Per il primo, bisogna distinguere, come ho già detto, i pochissimi casi nei quali realmente si verifica una scissione longitudinale, da quelli in cui invece ciò non è che una illusione. Nei primi casi (p. es. anafasi della I^a divisione di maturazione delle cellule genetiche maschili di *Salamandra*) poichè, come ho fatto notare, essa si verifica allorchè le due metà dei cromosomi meta-

¹⁾ Cfr. p. es. WOLF. OSTWALD **10** p. 369 e 269. Molto interessante e degno di studio speciale, sarebbe il paragone fra la velocità con la quale avviene alle diverse temperature la sparizione dei cromosomi e la velocità con la quale in tali diverse condizioni avviene il rigonfiamento e la soluzione dei colloidi solidi in una determinata percentuale di solvente. Per i cromosomi gli unici dati che finora abbiamo sono, per quanto so, i seguenti che si possono ricavare dalle esperienze di JOLLY.

Temperatura	Durata della ricostituzione dei nuclei	
7-10°	120'	JOLLY '03
20°(?)	60'	» 02 ¹
32°	35'	JOLLY '02 ² p. 1397

Sembra quindi che ad un aumento della temperatura in progressione aritmetica, corrisponda una diminuzione di durata in progressione geometrica.

fasici, accorciandosi hanno tornato a riprendere proprio lo spessore che avevano alla metafase i cromosomi originarii nel momento di scindersi, sorge spontaneo il pensiero che questa coincidenza possa essere anche causale. È lecito credere, in altri termini, che la scissione longitudinale anafasica sia prodotta dallo stesso complesso causale che produce la scissione metafasica, cioè che quello spessore di cromosoma, raggiunto il quale e l'una e l'altra scissione si verificano, sia l'indice del limite estremo di un equilibrio.

È molto interessante ricordare a questo proposito che specialmente allorchè si fanno agire su dei cristalloidi di albuminoidi liquidi leggermente solventi, si può ottenere una divisione della loro massa secondo piani di sfaldatura (cfr. VIRCHOW '52 p. 239 per le placchette vitelline di Anuri; e SCHIMPER '81 p. 155-156 per cristalloidi di semi di ricino).

Questa conseguenza è molto importante date le infinite logomachie fatte sul significato di ciò che si può osservare nelle mitosi di maturazione, e sull'esistenza di scissioni longitudinali anafasiche anche in mitosi somatiche, poichè identica viene ad essere considerata la natura della scissione longitudinale dei cromosomi, in qualunque momento si verifichi e per quante volte si ripeta ¹). Infatti è prevedibile che potremo osservare una scissione longitudinale anafasica ogni volta che, tardando ad avvenire la dissoluzione dei cromosomi, questi possono giungere, accorciandosi dopo la prima divisione, a realizzare nuovamente le condizioni necessarie per la verificaione di una scissione longitudinale. Non c'è però bisogno di dire che nel massimo numero dei casi si tratta solo di arbitraria interpretazione di vacuoli posti irregolarmente nell'interno della massa nastriforme e quindi anche più o meno verso la parte centrale ²).

Analisi fisica delle torsioni elicoidali telofasiche.

Quanto alle torsioni telofasiche, dato ciò che ho detto, è chiaro che nel massimo numero dei casi anche di vacuoli e sfrangiature

¹ È opportuno notare che invece, con l'interpretazione di BOVERI (cfr. p. es. '04 p. 23) della natura monosimmetrica della sezione dei cromosomi anafasici opposta a quella disimmetrica dei cromosomi metafasici, una nuova divisione longitudinale anafasica dei cromosomi è incomprensibile.

² Cfr. GRÉGOIRE e WYGAERTS ('04 p. 25-6). Vacuoli più o meno assili nei cromosomi sono stati provocati da NEMEC ('10 p. 180) anche per azione del clorofornio.

si tratta e di artefatti di preparazione, solo che, invece di dare importanza a quelli più mediani, si dà arbitrariamente più importanza a quelli più periferici posti in posizioni diverse ed a diverso livello. Si interpreta quindi ciò come elica, anzi addirittura come elica regolare, mentre non si tratta realmente che di torsioni irregolarissime a zig zag in varie direzioni di ciò che resta del cromosoma in questo stadio. È da ricordare però a questo proposito che anche col rigonfiamento di filamenti rettilinei o quasi, è perfettamente possibile ottenere forme elicoidi, forse perchè questa seconda forma rispetto alla prima rappresenta un aumento di sviluppo di superficie.

Senza menzionare ciò che si verifica per strutture organiche dove le condizioni sono certo più complesse ¹⁾, si deve ricordare che WAKKER ('91 p. 8) osservando l'azione di soluzioni alcaline sui cristalloidi allungati di *Tecophilca cyanocrocus* trovò che questi mentre si rigonfiavano, assumevano pure un andamento serpentino, da poco curvi come erano prima. Forma elicoidale possono anche assumere secondo le osservazioni di VIRCHOW ('52 p. 238 e 239) placchette vitelline di Anfibi e Selaci sottoposte all'azione rigonfiante dell'etere.

Si possono del resto notare accenni più o meno evidenti di torsioni elicoidi irregolari, osservando gli aspetti che assume durante un lento rigonfiamento un cilindretto di gelatina, ottenuto versando in acqua fredda, con un contagocce a stretta apertura, della gelatina molto poco concentrata, ai limiti della solidificazione.

Del resto che masse cilindriche semiliquide con debole tensione superficiale verso l'ambiente abbiano anche la tendenza ad assumere forma irregolarmente elicoidale, è stato osservato da QUINCKE molte volte nei suoi studii sulle forme mieliniche ²⁾ e sulle figure assunte da colloidi che si vadano rigonfiando e sciogliendo ³⁾.

1) Cfr. spec. KOLTZOFF '08 p. 16-33 per la forma elicoidale della testa degli spermatozoi prodotta col rigonfiamento e MEVES '05 sulla trasformazione dei globuli rossi in corpi con numerosi avvolgimenti elicoidali per effetto dei vapori di ammoniac.

2) QUINCKE '94 p. 606 fig. 7.

3) QUINCKE '02³ p. 812 per il rigonfiamento con acqua di acido silicico colloidale che si andava disseccando; '02³ p. 816 per la stessa sostanza trattata con soluzioni alcaline; '03³ p. 455 per il rigonfiamento di gelatine al bicromato d'argento.

È infine da ricordare che anche BÜTSCHLI ('95 p. 368) poté osservare apparenze elicoidi nel rigonfiamento di filamenti colloidali.

Ciò che si può concludere dai fenomeni di rigonfiamento e di soluzione artificiali.

Resterebbero ora da analizzare i fenomeni di alterazioni dei cromosomi provocate con mezzi artificiali, ma interessano ben poco per il nostro argomento, poichè non ci insegnano niente altro tranne che i cromosomi, anche metafasici, sono capaci di rigonfiarsi, di sciogliersi e di confluire per effetto di cause diverse la cui azione è molto difficilmente analizzabile. Specialmente mi accordo con NEMEC ('10 p. 314 e 319), nel credere tutt'altro che dimostrato dalle esperienze di OES che la sparizione dei cromosomi debba essere considerata come di natura enzimatica ¹⁾, essendo numerosissime le cause di natura diversa che nelle esperienze di questo autore potevano di per se bastare a spiegare l'effetto ottenuto. In ogni modo, poichè noi non cerchiamo la causa dei fenomeni ma solo la loro descrizione più obbiettiva possibile, ci basta la constatazione, fatta p. es. anche da NEMEC ('10 p. 267), della grande somiglianza che i cromosomi in tali modi alterati possono presentare con gli stadii della telofase più o meno avanzata.

Da tutto ciò risulta che la telofase si presenta con tutti i caratteri di un aumento di dispersità della cromatina cromosomica in una nuova fase che compare; e possiamo anche dire che finora non vi è nessuna ragione decisiva per affermare che la comparsa di questa nuova fase debba essere considerata come un fenomeno di smescolamento, e la scomparsa dei cromosomi in questa, come un processo di soluzione colloidale, dovuto a mutamenti chimici della sostanza in questione (cfr. anche Cap. VII) ²⁾.

Già del resto fino dal 1886 BERTHOLD (p. 205) pensò ad una interpretazione fisica della ricostituzione del nucleo dai cromosomi, concependola come un processo di smescolamento, ed analoghe idee espressero in seguito SCHWARZ '87; NEMEC ('10 p. 269); ALBRECHT

¹⁾ NEMEC ('10 p. 369) nonostante ciò è però proclive ad ammettere un'interpretazione enzimatica, che del resto era stata supposta già molti anni prima da CARNOY ('85 p. 371).

²⁾ Potrebbero forse avere importanza per questo problema gli studi sulla durata relativa della telofase alle diverse temperature di cui abbiamo dato a p. 249 i pochi risultati finora pubblicati.

('02²) e TELLYESNICZKY ('05 p. 424). Queste affermazioni più o meno incidentali ma indipendenti fra loro, mostrano che questa appunto è la sola, vera ed obbiettiva via per comprendere questi fenomeni.

Ciò che però a questi autori ha impedito di avere una visione esatta complessiva del processo telofasico è stato il fatto di non aver tenuto conto di tutta la molteplice fenomenologia che abbiamo analizzata, e di non aver quindi esaminate le analogie che ciascuno di tali fatti presentava con determinati fenomeni fisici e, come conclusione di tutto ciò, il non aver compreso che nella telofase si aveva a che fare con due processi opposti, coesistenti ed in relazione causale: lo smescolamento del carioplasma e la soluzione dei cromosomi.

Possibile significato e valore della velocità di diffusione della cromatina.

Interpretando in questo modo i fenomeni, è quindi da ammettere che i cromosomi presentino una certa velocità di diffusione nel carioplasma che compare, e forse non sarebbe nemmeno impossibile determinare almeno approssimativamente la concentrazione relativa della cromatina a distanze diverse dai cromosomi nei diversi momenti della telofase cioè durante il processo di soluzione. Non è quindi assurdo pensare che con questi dati possa essere tentata una applicazione, anche alla cromatina nelle cellule viventi, dei principii mediante i quali è possibile conoscere il peso molecolare o la grandezza delle particelle della fase dispersa in funzione del coefficiente di diffusione¹⁾. La notevole concordanza trovata da SVEDBERG ('09) fra i valori ottenuti in questo modo e quelli dati dall'osservazione diretta o con metodi diversi, fanno sperare che forse per questa via sarà possibile avere conoscenze per quanto solo approssimate, almeno obbiettive, sul valore probabile del grado di dispersità della cromatina nel nucleo intercinetico, ciò che si potrebbe anche identificare con il così detto « peso molecolare » della sostanza vivente.

¹⁾ Per i colloidi cfr. spec. SVEDBERG '09 e FREUNDLICH '10 p. 391 e 401-2. La difficoltà principale nel caso della diffusione dei cromosomi, sarà quella di avere valori quantitativi anche solo approssimati, oltre che del coefficiente di diffusione, anche della viscosità del mezzo di dispersione.

2. Se, quando, e sotto quale aspetto, si possa parlare di continuità genetica fra i cromosomi di mitosi successive.

E così il ciclo mitotico si compie ed i cromosomi lentamente vanno scomparendo. Quale è ora il loro destino finale? Esiste oppure un rapporto fra quelli scomparsi alla telofase ed i nuovi cromosomi che compaiono alla profase della mitosi successiva?

Argomenti addotti in favore della continuità genetica.

A queste domande, come è notissimo, seguendo specialmente BOVERI, si suole dare una risposta affermativa, fondandosi specialmente sui seguenti argomenti¹⁾:

I. Riconoscibilità continua dei singoli cromosomi, o di parti di essi, o dei territori nucleari nei quali si sarebbero trasformati durante tutto il periodo intercinetico.

II. Identità della posizione dei cromosomi di una profase con quella dei cromosomi alla telofase precedente.

III. Eguaglianza del numero dei cromosomi che compaiono da un nucleo con quello dei cromosomi che avevano concorso a formarlo alla telofase precedente. Prove di questa eguaglianza poi sono considerate la sensibile costanza numerica in una determinata specie di cellule ed il ripresentarsi in mitosi successive di numeri anomali.

IV. L'esistenza di costanti differenze di forma fra alcuni dei cromosomi di mitosi successive che permetterebbe di riconoscerli.

V. L'esistenza di differenze costanti di grandezza fra tutti o almeno fra alcuni dei cromosomi delle mitosi successive.

VI. L'esistenza di costanti differenze di qualità di varia natura, specialmente funzionali, fra i singoli cromosomi delle diverse mitosi.

¹⁾ Ordino questi argomenti secondo la progressiva diminuzione dell'evidenza con la quale ciascuno di essi dimostrerebbe la continuità genetica. Essi sono tutti quelli enunciati da BOVERI ('04 e '09 p. 248) che hanno importanza per il nostro argomento.

Se tutti questi fossero realmente dei fatti provati, certamente la continuità genetica dei singoli cromosomi di mitosi successive ¹⁾ non sarebbe una ipotesi, ma un fatto siero. Tutto sta a vedere se sono proprio tutti dei fatti provati, e se quelli che lo sono non possono essere suscettibili anche di altre spiegazioni più naturali. Non è però poco potersi occupare di un problema obbiettivo anziché di una ipotesi, e di discutere sulla realtà o meno di fenomeni concreti anziché perdere tempo intorno ai verbalismi ai quali necessariamente conduce la poca precisione del concetto di individualità ²⁾.

Valore delle differenze di forma.

Di alcuni (III, IV, V) di questi fatti addotti come prove di una continuità genetica fra i cromosomi di mitosi successive, ci siamo già occupati precedentemente. Basterà qui ricordare ciò che abbiamo detto a p. 90 intorno all'origine e alla natura delle torsioni profasiche, a p. 153-6 a proposito delle cause della forma dei cromosomi ed a p. 191-4 sulla natura dello svolgimento progressivo delle torsioni profasiche e sulle cause dell'accorciamento degli elementi cromatici col progredire della cariocinesi, per convincersi che non può essere seriamente mantenuta nella lista delle prove della continuità genetica l'esistenza p. es. di un certo numero di cromosomi di una determinata forma alla metafase di varie mitosi della stessa natura, quando si consideri che data la complessità delle cause che influiscono variamente sulla forma di questi elementi, dipende certo soltanto dalla costanza media con la quale si verificano di solito le metamorfosi, il fatto che sempre presso a poco un certo numero assume su per giù una determinata forma. È del resto questo ormai consentimento comune; e fa meraviglia quindi che BOVERI creda ('09 p. 243) che si possa trovare anche

1) BOVERI stesso ('01 p. 171) ha incidentalmente formulato sotto questo aspetto obbiettivo ciò che va comunemente sotto il nome di « ipotesi dell'individualità dei cromosomi »; ma specialmente WILSON ('09 p. 193) vi ha insistito.

2) Per i cromosomi cfr. BOVERI ('04 p. 22; '07 p. 231 e '09 p. 240), P. DELLA VALLE ('09 p. 153) e MEVES ('11 p. 295). Una simile discussione è stata fatta per la questione molto affine, se si debba o no considerare un cristallo come individuo, fra LEHMANN da una parte che lo nega, e VIOLA, RETGERS ('55 p. 183 e ss.), BÜTSCHLI e DOELTER dall'altra che lo affermano (cfr. DOELTER '05 p. 241).

nella irregolare e mutabile forma dei cromosomi un argomento di prova per la continuità genetica.

Valore delle differenze di grandezza.

Quanto alle differenze di grandezza mi limito a rimandare a quanto ho detto a p. 124-142. Le differenze di grandezza esistono costantemente, ma sono assolutamente identiche a quelle che esistono fra le diverse goccioline di un'emulsione o fra i diversi cristalli che si formano da una soluzione, e non possono quindi nemmeno esse servire per un riconoscimento. Per quei pochissimi casi in cui realmente sembra che esista un forte intervallo di grandezza fra alcuni cromosomi e gli altri, il fenomeno rientra nell'esistenza di differenze di qualità.

Valore della costanza del numero.

Quanto alla costanza numerica è inutile aggiungere altro dopo ciò che ho ampiamente esposto nei miei lavori del 1909 e del 1911² e quanto ho qui detto a p. 115-120 per l'analisi fisica del fenomeno della costanza del numero in condizioni normali ed anormali e delle sue variazioni. Qualche altra considerazione aggiungeremo tra poco a proposito della probabile costanza numerica più notevole del solito nei casi di mitosi rapidamente susseguentisi.

Restano quindi ancora da analizzare gli argomenti addotti a sostenere l'esistenza di una differenza di natura fra i diversi cromosomi, la identità di posizione dei cromosomi, pro- e telofasici e la riconoscibilità intercinetica di residui cromosomici, come pure il valore che questi avrebbero come prova dell'esistenza di continuità genetica fra i singoli cromosomi.

Valore delle prove di differenze di natura.

Quanto alle differenze di natura, fra i singoli cromosomi, abbiamo visto a p. 90, 166, che per diverse vie indipendenti si giunge alla conclusione che normalmente non ne debbono esistere. Quanto alla possibile esistenza di tali differenze in casi speciali, gli argomenti addotti a provarle sono di due nature: diretti ed indiretti. Prova diretta è solo il caso dei così detti « Chromatin-nucleoli » delle cellule genetiche maschili di varii Insetti che, unici fra tutti gli elementi colorabili che esistono durante la cariocinesi, non si dissolvono alla telofase.

Se non esistessero numerosi argomenti che inducono a ritenerli della stessa categoria dei cromosomi tipici, si sarebbe tentati di porli in una categoria simile a quella dei cristalloidi endonucleari studiati p. es. da STOCK e da ZIMMERMANN¹⁾. Questo caso però, a causa della riconoscibilità intercinetica dell'elemento in questione, più che a questa appartiene alla prima delle categorie di argomenti citati. Di differenze qualitative obbiettive, direttamente constatabili fra cromosomi che scompaiono nel nucleo intercinetico, non è stato finora possibile trovarne nessuna, nonostante più di trenta anni di intenso studio citologico e notevoli progressi microtecnici. Solo possono forse considerarsi tali, casi di differenze di grandezza troppo notevoli per poter essere casuali, come forse p. es. il caso dell'x cromosoma di *Protenor*, e alcuni microcromosomi di *Emitter*²⁾, sebbene, come abbiamo visto a p. 141-2 nemmeno queste siano prove sicure di differenze qualitative.

Argomenti indiretti dell'esistenza di differenze di natura fra i singoli cromosomi, sono finora rimasti solo quelli dedotti dalle esperienze di BOVERI sulle uova dispermiche di Echini. Non intendo qui entrare anch'io in una discussione particolare sui risultati delle esperienze stesse³⁾, ma faccio solamente notare che il valore di tali fatti è molto scarso come prova dell'esistenza di reali differenze qualitative dei cromosomi, poichè si tratta di un ragionamento fatto per esclusione, e quindi, dato anche che le conseguenze richieste da tale interpretazione si trovino realmente d'accordo con l'esperienza, non ne segue che la vera causa dei fenomeni non possa essere invece un'altra, che non era fra quelle analizzate ed eliminate. È infatti canone logico elementare che

¹⁾ È opportuno ricordare a questo proposito che secondo le osservazioni di VALENCIENNES e FREMY ('54 p. 528) i granuli di vitello delle uova di Carpa sono solubili in acqua, mentre quelli di Raia non lo sono. Mescolando granuli di vitello di Carpa e di Raia ed aggiungendo acqua, si sciolgono solo quelli di Carpa e restano quelli di Raia.

²⁾ Anche il caso delle differenze di forma fra i cromosomi di origine paterna e materna delle prime mitosi di segmentazione degli ibridi di *Fundulus* < *Moerula* rientrerebbero in questa categoria. È però da notare che secondo lo stesso autore ('04 p. 18-19) obbiettivamente la riconoscibilità sicura è limitata solo alle due prime divisioni di segmentazione. In seguito non è più possibile se non con una grande buona volontà.

³⁾ Cfr. spec. BOVERI '02, 07, 09 p. 213-6; DEIRSCH '02 p. 870-1, '06, '09 p. 28-32; MEVES '08 p. 857-8; ENRIQUES '11 p. 91-5 etc.

dalla verità delle conseguenze non si può indurre alla verità dei principii. Ma anche dato, ciò che per ora non è punto sicuro, che in qualche caso esistano vere differenze qualitative fra alcuni dei cromosomi che scompaiono alla telofase nel nucleo intercinetico ¹⁾, non ne segue che debba esistere continuità genetica anche per quelli che non differiscono fra loro, nè che le sostanze dalle quali si riformeranno i singoli cromosomi di natura diversa, non possano mutuamente compenetrarsi nel nucleo intercinetico nel modo più intimo, tranne a separarsi di nuovo alla profase successiva. Ho esposto ciò molto chiaramente fin dal 1909 (p. 152-2) esaminando tutti i casi possibili ²⁾, ed ho anche citato a questo proposito il paragone che sorge spontaneo col fenomeno fisico della formazione di cristalli sensibilmente puri di ciascuna delle sostanze sciolte in un solvente, allorchè sia superato il loro limite di metastabilità. Qui ricorderò ancora che ciò vale anche per i cristalli di albuminoidi, giacchè p. es. ROLLET ha ottenuto, mescolando sangue di scoiattolo che ha emoglobina che cristallizza nel sistema esagonale con sangue di topo che ha emoglobina che cristallizza nel sistema rombico, laccandolo, e facendo cristallizzare l'emoglobina, cristalli esagonali e rombei in una quantità proporzionale a quella del sangue usato per ciascuna specie ³⁾. Inoltre WENZ (86) ha dimostrato che da un miscuglio di vari albuminoidi è possibile precipitare l'uno dopo l'altro i singoli corpi mediante un graduale innalzamento della concentrazione dell'agente coagulante. A proposito di questi fenomeni è poi da considerare che emulsoidi di natura diversa possono mutuamente compenetrarsi ⁴⁾.

Tutto ciò per ora è però soltanto ipotetico, perchè, come abbiamo visto, vere prove siewe di differenze qualitative per i singoli cromosomi che si formano dal nucleo intercinetico, fin'ora non esistono.

¹⁾ Per ciò che riguarda l'inverosimile leggerezza con la quale si è sviluppata la dottrina della correlazione causale fra la determinazione del sesso e l'esistenza di determinati cromosomi, confronta la recente obbiettiva rivista critica di GROSS (12) che è però ancora troppo proclive ad ammettere regolarità numeriche e differenze qualitative.

²⁾ Recentemente ENRIQUES ha tornato ad esprimere, come sue, queste stesse idee (11 p. 107).

³⁾ Da O. HERTWIG '06 p. 330. Esperienze analoghe sono state fatte da HALBERTON '88 e da E. T. REICHERT '03.

⁴⁾ Cfr. p. es. WOLF, OSTWALD '10 p. 207.

Ed anche se per caso se ne troveranno, si dovrà andar cauti a giudicarli sicura prova di differenze esistenti anche nel nucleo a riposo. Si deve tener presente infatti specialmente ciò che avviene nella cristallizzazione, in cui p. es. un corpo omogeneo spesso compare contemporaneamente sotto due o più modificazioni cristalline eteromorfe con caratteri fisici diversi¹⁾, ovvero da una soluzione si formano anche numerose specie di idrati²⁾. Nel caso poi che coesistessero anche solo due sostanze realmente diverse, data la complessità della composizione chimica di queste, il problema delle possibili forme coesistenti come equilibrio chimico diverrebbe tutt'altro che semplice³⁾.

Valore delle prove dell'identità di posizione dalla telofase alla profase.

Più diretta ed evidente prova della continuità genetica dei cromosomi suole essere considerata l'identità di posizione dei singoli cromosomi dalla telofase alla profase successiva. Come è noto (cfr. p. es. BOVERI '04 p. 5-6), questa si basa specialmente sull'affermazione di RABL della esistenza di una identità di orientamento dei cromosomi alla telofase di alcune mitosi somatiche di larve di Urodeli, e sopra le osservazioni accurate e minuziose di BOVERI ('88 e '09) sulla molto frequente identità di posizione reciproca dei quattro cromosomi profasici di ambedue i blastomeri formatisi dalla mitosi precedente nelle prime divisioni di segmentazione di *Ascaris megalocephala bivalens*, nonostante che le posizioni reciproche possibili siano numerose e siano diversamente frequenti.

Quanto alla prima affermazione, si tratta, come hanno notato LÖWIT ('85 p. 60), VAN GEHUCHTEN ('89 p. 178-9, 185), TELLYESNICZKY ('07² p. 34-36), come ha confermato MEVES ('11 p. 286) e come del resto si può constatare da chiunque, solo di una illusione dovuta al fatto che RABL si è contentato di osservare solo gli stadii

1) Cfr. TAMMANN '03 p. 150 fig. 51 per il betolo e '11 per il tenonemo in generale. Per cristalloidi di albuminoidi cfr. p. es. UHLIK '04.

2) P. es. 5 diversi idrati nel caso dei vitrioli; cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 713-8.

3) Per le modificazioni gravi e molteplici dell'habitus di cristalloidi di albuminoidi allorché si mescolano assieme p. es. emoglobine con caratteri cristallografici diversi cfr. E. T. REICHERT '03 p. 98-9. Ciò prova come anche la differenza di natura non dia sempre sicurezza di ricristallizzazione assolutamente pura.

più avanzati della profase, nei quali già comincia a farsi sentire l'influenza ordinatrice del sistema acromatico sui cromosomi ¹⁾. Per convincersene basta osservare p. es. le fig. 74 e 75 di HEIDENHAIN ('07² p. 174) per le mitosi dei nuclei delle laminette branchiali di larve di *Salamandra* ²⁾ e, per quelli dell'entotelio peritoneale delle stesse larve, le figure 2 e 10 ³⁾ della tavola che accompagna il mio lavoro del 1909, che rappresentano con tutta la possibile esattezza la posizione mutua di tutti i cromosomi di una telofase iniziale e di una profase relativamente molto precoce. La non coincidenza dell'ordinamento, risulta specialmente dal fatto che l'orientamento polare è tanto meno accennato quanto più precoci sono gli stadii esaminati (cfr. p. es. la serie retrograda formata dalle figure 1, 7, 11, 12, 8, 10 del mio lavoro del 1909) come pure dall'altro di cui abbiamo parlato a p. 62-3 e 77-79 che i cromosomi alla profase si formano prevalentemente nella regione più superficiale del nucleo, mentre, come abbiamo visto a p. 246, il limite del nuovo nucleo che si riforma alla telofase non segue i singoli cromosomi, ma li comprende come una massa interna (cfr. p. es. P. DELLA VALLE '09 fig. 2). Invece quindi di trovare nello studio della posizione dei cromosomi nelle mitosi somatiche degli Urodeli una identità di questa tra la telofase e la profase, troviamo una differenza.

Quanto all'altro argomento in favore della persistenza della posizione mutua dei cromosomi, dedotto dallo studio dei blastomeri di *Ascaris megalocephala*, rimando all'ampio e recente lavoro di BOVERI ('09) dove i fatti sono molto minutamente esposti. Qui mi limito solo alle seguenti osservazioni che possono essere fatte in proposito ⁴⁾:

1) FLEMING ('82 p. 201) già aveva notato che inizialmente non esiste alcun orientamento dei filamenti cromatici.

2) È curioso che HEIDENHAIN '07² p. 173 non si accorga di questa non coincidenza, persuaso come è di portare un nuovo argomento in favore della continuità genetica mediante la creduta eguaglianza delle torsioni e delle contro-torsioni dei cromosomi profasici di cui ci siamo occupati a p. 85 e 92.

3) Come ho detto a p. 86 a questa mitosi appunto appartengono i cromosomi disegnati isolatamente nella prima tavola di questo lavoro.

4) Per i fenomeni di variabilità del numero dei cromosomi di queste mitosi in condizioni diverse molto interessanti a ricordare a proposito della presente questione, cfr. pagg. 117-118.

I. Che **BOVERI** stesso riconosce (p. 199-200, 208) che esistono casi di asimmetria nell'orientamento dei cromosomi delle due profasi sorelle, che egli però crede che possano essere riportate soltanto a rotazioni del nucleo *in toto*.

II. Che l'A. stesso però deve convenire che vi sono casi in cui nemmeno in questo modo si possono spiegare le differenze di posizione dei singoli cromosomi, tanto da essere obbligato ad una interpretazione che è un grave strappo alla rigida ipotesi dell'assoluta continuità e persistenza dei cromosomi (cfr. **BOVERI** '09 p. 209-212 fig. 45-47). Infatti ammettere mutabilità della posizione della parte centrale dei cromosomi, significa ridursi a considerare costante solo la posizione delle estremità dei cromosomi e ad ammettere in generale una forma di continuità genetica molto simile a quella da me già analizzata ('09 p. 153 e p. 247-248 di questo lavoro), che vale esattamente anche per sostanze non organizzate.

III. Che il caso dei blastomeri dell'*Ascaris megalocephala* se permette una analisi più minuta del solito, non è però tale che permetta di estendere i risultati che ivi si potessero ottenere anche ai nuclei con caratteri normali, giacchè la mancata dissoluzione telofasica delle estremità terminali dei cromosomi fa rientrare questi nuclei nella categoria di quelli che esamineremo tra po o, nei quali i cromosomi scompaiono solo incompletamente. Del resto anche **MEVES** ('11 p. 287-8) ha fatto notare che i nuclei dei blastomeri di *Ascaris* non mostrano mai un perfetto stato di riposo.

IV. Che anche in questo caso ci troviamo di fronte ad un errore metodologico simile a quello analizzato per le differenze qualitative fra i cromosomi, considerate come dimostrate dal fatto che i fenomeni oggettivi dello sviluppo dei blastomeri isolati delle uova polispermiche possono essere spiegati abbastanza bene con questa ipotesi. Infatti qui, anche a non volere contestare la coincidenza fra i fatti osservati e l'interpretazione datane da **BOVERI**, non ne segue che questa sia l'unica interpretazione possibile¹⁾.

Vi sono anzi ragioni per credere che non sia nemmeno la più verosimile. È strano anzi che **BOVERI** non si sia accorto che lo stesso punto iniziale di partenza del ragionamento dimostrava la fallacia di questo. Invero, la simmetria di posizione di due gruppi di cromosomi e l'identità di posizione reciproca fra i singoli ele-

¹⁾ V. anche O. **HERTWIG** '06 p. 207-8.

menti in ambedue i gruppi alla telofase, non è un fenomeno che possa essere dovuto all'assenza di qualunque movimento durante un determinato periodo (come suppone per ciascuno dei nuclei dalla telofase alla profase successiva), ma invece deve dipendere dal fatto che esattamente identici e simmetrici sono i movimenti e gli spostamenti mutui dei singoli cromosomi dal momento in cui si separano fino a quel momento della telofase nella quale vengono osservati, ciò che del resto non ha nulla di strano dato l'enorme numero di fenomeni esattamente simmetrici negli organismi. Quale meraviglia vi sarebbe dunque che, esistendo movimenti reciproci di parti endonucleari anche durante il periodo intercinetico, questi avvenissero ancora in modo esattamente simmetrico, così che anche alla profase successiva l'origine dei nuovi cromosomi dovesse avvenire anch'essa in modo simmetrico? Non essendovi argomenti per sapere se l'ordinamento dei cromosomi identico e simmetrico nei due nuclei profasici sia proprio quello stesso ordinamento che esisteva alla telofase (solo un'osservazione sul vivo potrebbe decidere su ciò), non è possibile considerare tale coincidenza profasica come prova della continuità genetica ¹⁾.

Nè il fatto acquista maggiore valore probativo per la sensibile coincidenza della frequenza relativa con la quale si possono osservare tanto alla telofase che alla profase i diversi comportamenti possibili. Infatti, dalle famose esperienze di MAYER sulle possibili posizioni di equilibrio dei magneti fluttuanti, citate da LILLIE ('05) per lo studio delle posizioni reciproche dei cromosomi, risulta che per un determinato sistema, varie sono le possibili forme di equilibrio, ma non tutte egualmente stabili, ed è quindi per-

¹⁾ Per le osservazioni di NEMEC ('10 p. 259-260) su cellule vegetali, l'identità di orientamento fra la profase e la telofase è probabile, anche nel caso in cui l'asse del fuso finirà per avere orientamento diverso da quello del precedente. Ciò però non prova che anche ivi l'identità e la costanza non siano dovute alla polarità del protoplasma rimasta costante durante il periodo intercinetico, poichè anche la variazione della direzione del fuso può avvenire, come è stato dimostrato per molti casi, solo tardivamente per una rotazione endocellulare. Lo stesso NEMEC del resto, trova ('10 p. 259 e 260) che, specialmente nelle profasi (cfr. anche VAX GENCHEUX '89 p. 178-9 e BONNEVIE '08 p. 481) che seggono ad un lungo periodo intercinetico, non esiste traccia di orientamento nei cromosomi profasici e che, se si accetta l'ipotesi della continuità genetica, si debbono ammettere in tali casi spostamenti relativi dei singoli distretti cromosomici.

fettamente naturale che ogni volta che gli elementi cromatici si troveranno a coesistere in determinate condizioni, si presenteranno sempre in quelle determinate posizioni reciproche; e propriamente assumeranno sempre o l'una o l'altra di quelle con una frequenza direttamente proporzionale alla stabilità dell'equilibrio che ognuna di esse realizza.

Un ultimo fatto portato come prova della continuità genetica da GRÉGOIRE ('08), SCHNEIDER ('11), DEHORNE ('11), che pure rientra in questa categoria della costanza di posizione, sarebbe quello che i cromosomi possono apparire scissi longitudinalmente tanto alla telofase che alla profase; ciò che significherebbe che le due metà che la scissione longitudinale ha separate alla telofase si manterrebbero distinte benchè prossime, per tutto il periodo intercinetico.

È però da notare che tale conseguenza non sarebbe punto giustificata, potendo trattarsi di due fenomeni diversi (BONNEVIE '09 p. 259) anche dato che realmente esistesse la scissione longitudinale telofasica, mentre invece, come abbiamo visto, ciò solo qualche volta è vero e nel massimo numero dei casi è solo illusorio¹⁾. Nei casi in cui esiste, non vi sarebbe nulla da obiettare a chi affermasse che i cromosomi che hanno subita una scissione anafasica si sciolgono allo stesso modo come si sarebbero sciolti se non si fossero scissi (un cristallo rotto non si scioglie anch'esso come uno sano?) e dalla cromatina del nucleo a riposo si riformano nuovi elementi che solo in secondo tempo si scindono.

La riconoscibilità dei cromosomi nel nucleo intercinetico.

Resta ora da esaminare soltanto la validità obbiettiva e l'eventuale significato fisico del primo e più semplice argomento addotto a provare la continuità genetica fra cromosomi di mitosi successive: la diretta riconoscibilità, almeno di parti di essi, durante tutto il periodo intercinetico.

In moltissimi dei casi citati specialmente dai citologi botanici²⁾ certamente si tratta di strutture nucleari intercinetiche più o meno transitorie³⁾ che quasi sempre nulla hanno a che fare con

¹⁾ Nell'interpretazione di DEHORNE è invece illusoria l'esistenza di coppie di cromosomi, tanto alla telofase quanto, e ancora più, alla profase.

²⁾ Cfr. p. es. LAIBACH ('07); ROSENBERG ('09) e '09²; NEMEC ('10 p. 56, 333, 384-9) etc.

³⁾ TELLYESNICZKY '05 p. 422.

i cromosomi ¹⁾, quando non sono semplici illusioni od artefatti di preparazione. TELLYESNICZKY ('07² p. 4) ricorda a questo proposito l'homunculus disegnato da HARTSOEKKER negli spermatozoi umani!

Non sempre però si tratta di tanto poco. Già da tempo, specialmente nello studio delle cellule genetiche e dei tessuti in rapida proliferazione (quelli preferiti per lo studio della mitosi), è stato notato che, così come frequentemente si osservano gli stadii in cui i cromosomi sono riconoscibili con tutti i loro caratteri tipici, così pure si osservano con grande frequenza gli stadii (che come abbiamo visto a p. 249 hanno lunga durata), nei quali ancora sono riconoscibili nell'interno del nucleo, residui di elementi cromatici del tipo di quelli delle telofasi avanzate. Questi « stadii di semiriposo », come sono stati chiamati ²⁾, si continuano direttamente, come ha mostrato NEMEC ('10 p. 250) con le forme in cui i cromosomi scompaiono molto più completamente, e formano la base principale sulla quale si sogliono fondare le descrizioni di coloro che come p. es. GRÉGOIRE e WYGAERTS ('04); MARTINS MANO ('08); NEMEC ('10 p. 256-7, 279) affermano che nella formazione del nucleo non si abbia a che fare che con una modificazione più o meno completa dei singoli cromosomi che rimarrebbero però sempre riconoscibili in tutto o in parte. Si riattaccano a queste affermazioni anche quelle di BONNEVIE ('08) che crede di vedere durante tutto il nucleo intercinetico i filamenti elicoidali nei quali si sarebbero trasformati i cromosomi, e quelle di GRÉGOIRE ('08), SCHNEIDER ('11), DENORNE ('11) di cui abbiamo già parlato, in quanto affermano sempre più o meno riconoscibile almeno in alcuni punti l'esistenza di elementi cromatici scissi longitudinalmente anche durante il periodo intercinetico. Rientrano in questa categoria anche i famosi blastomeri di *Ascaris megalocephala*, in quanto le estremità termi-

¹⁾ TELLYESNICZKY '05 p. 121; NEMEC '10 p. 56, 297, 307, 311, 326, 330, 333. Ciò è anche probabile per corpi posti nell'interno di nuclei molto lontani dai fenomeni mitotici, nonostante che abbiano grandissima somiglianza morfologica con i cromosomi. Questo è forse il caso p. es. delle formazioni studiate da VAN GEHUCHTEN ('89) nel nucleo a riposo di una glandola annessa al tubo digerente delle larve di *Psychoptera*, di formazioni simili trovate da VAN BAMBECKE ('87 p. 369) e lo è certamente (cfr. p. es. ERHARD '12) per il famoso filamento endonucleare delle glandole salivari di *Chironomus*. Per ciò che riguarda le illusioni di riconoscibile persistenza dei cromosomi negli oociti in accrescimento di Selaci, cfr. CERATI '06.

²⁾ Cfr. p. es. BAUMGARTNER '04 p. 5.

nali dei cromosomi poste nelle digitazioni nucleari non si dissolvono e restano quindi colorabili e riconoscibili, più o meno secondo i diversi casi, durante tutto il periodo intercinetico.

Le soluzioni incomplete dei gel.

L'esistenza di almeno alcuni di questi fenomeni è innegabile, ed è innegabile pure che da essi viene provata l'esistenza di una continuità genetica almeno parziale dei cromosomi di mitosi successive nei casi in cui ciò si verifica¹⁾. Ma anche l'interpretazione puramente fisica del fenomeno è evidente. Il più noto fra i fatti simili presentati dalle sostanze non organizzate²⁾, è quello delle notevoli variazioni di volume che possono subire per rigonfiamento i colloidi solidi fino al punto che granuli isolati possono giungere a confluire. Secondo l'andamento del processo si tratterà di vera soluzione per quanto irregolare, ovvero di rigonfiamento³⁾ o dell'uno o dell'altro fenomeno contemporaneamente. Arrestando il processo ad un grado più o meno elevato, si potranno osservare forme completamente corrispondenti ai diversi gradi di riconoscibilità dei singoli pezzi preesistenti, ma, per le leggi della velocità decrescente della soluzione e del rigonfiamento dei colloidi solidi, gli ultimi residui spariranno solo molto tardivamente. Ora, specialmente se invece di colloidi amorfi si fossero presi cristalli colloidali rigonfiabili, facendo regredire il fenomeno dopo che si era raggiunto un grado più o meno alto di soluzione, sarà possibile riottenere di nuovo cristalli della sostanza, realizzando quasi tutti i casi possibili di continuità genetica, dall'assoluto rimescolamento nei nuovi cristalli della sostanza dei diversi cristalli iniziali, alla quasi perfetta continuità genetica. Continuità genetica assoluta però non è probabilmente possibile ottenere, perchè il rigonfiamento è sempre

¹⁾ Cfr. BORGER **'10** p. 40 che, appunto basandosi su alcuni fenomeni di incompleta sparizione dei cromosomi, non credette di poter convenire in quel caso con me nel considerare i cromosomi come aggregazioni temporanee e variabili della cromatina.

²⁾ Questi fenomeni della scomparsa e ricomparsa dei cromosomi sono stati paragonati da NEMEC (**'10** p. 257), alla formazione dei plasmodesmi per fusione di varie cellule ed alla possibile riseparazione di quelle, ma si tratta di analogia lontana, essendo eterogenea la struttura degli organismi che si uniscono in tali casi, specialmente per l'esistenza di nuclei in ciascuna cellula, sia libera sia costituente un territorio del plasmodesmo.

³⁾ Per un caso tipico cfr. FISCHER **'99** p. 283.

accompagnato da dispersione più o meno notevole (cfr. p. 247) e, regredendo il fenomeno, per questa parte almeno deve verificarsi riordinamento, per quanto piccola sia stata la velocità di diffusione.

La lentezza dei fenomeni di diffusione.

Lo stretto rapporto esistente fra questi fenomeni e la piccola diffusibilità dei colloidi, è provato dal fatto che fenomeni analoghi si verificano anche per altri sistemi in cui minima è la capacità di diffusione. Tipiche sono le osservazioni di VON LEPKOWSKI sul comportamento ultramicroscopico degli intorbidamenti critici. Questo autore infatti, per il sistema anilene-anilina, facendo sparire le goccioline ultramicroscopiche con lentissimo riscaldamento riottenneva (**11** p. 612) col raffreddamento goccioline esattamente, allo stesso punto e perfino con contorno eguale a quelle scomparse. Questo fenomeno si può perfino ripetere varie volte di seguito, anzi qualche volta (p. 613), se due gocce nel momento in cui si iniziava il riscaldamento si erano fuse solo parzialmente, col raffreddamento ricomparivano esattamente in quel medesimo stadio di fusione in cui erano rimaste.

Fenomeni analoghi sono stati osservati anche per i cristalli liquidi. Notevoli sopra tutte sono le osservazioni di LEHMANN (**06**³ p. 602 tav. 8 fig. 5) sulla riconoscibilità per un certo periodo di tempo delle singole gocce cristalline (di paraazossifenetolo) anche dopo la loro confluenza in un'unica goccia (cfr. Fig. 66), ma è anche degno di nota che si finisce con l'ottenere un ordinamento unico per tutta la gocciola dopo un tempo più o meno lungo secondo le varie condizioni ¹⁾. Benchè non altrettanto interessanti per noi, sono anche da ricordare le osservazioni di LEHMANN (**06**³ p. 410), MAUGIN (**10**) e di FRIEDEL e GRANDJEAN (**11** p. 323-4) sulla ricomparsa di zone con determinati caratteri, negli stessi punti occupati da altre, prima di mutamenti apparentemente gravissimi fatti subire al sistema.

L'esistenza di movimenti endonucleari constatata in vari casi, come abbiamo visto a p. 46-7, e l'esistenza di differenziazioni endonucleari transitorie di cui abbiamo parlato a p. 44 e 104 rendono

¹⁾ Questo fenomeno ha naturalmente importanza anche per la questione della durata della distinzione fra i due pronuclei alla fecondazione, che del resto non è che un caso particolare dell'esistenza o no di un rimescolamento di tutta la massa nucleare durante il periodo intercinetico.

certo molto poco probabile che durante tutto il periodo intercinetico, specialmente se lungo, non avvenga un rimescolamento completo di tutta la cromatina diffusa.

L'influenza dei nuclei di condensazione nei sistemi colloidali.

I fatti ora citati però ci portano anche a considerare come possibile l'esistenza di continuità genetica fra i cromosomi di mitosi successive per il fatto che i residui dei singoli elementi cromatici che non hanno avuto il tempo o l'opportunità di scomparire completamente allo stato di soluzione colloidale, agiscano come nuclei di condensazione alla profase successiva.

Questa interpretazione che si trova più o meno accennata anche in alcuni dei lavori testè citati in cui viene sostenuta l'esistenza di una continuità visibile per la persistenza costante di residui cromosomici, urta però contro varii fatti citologici e fisici che la rendono poco probabile.

È in primo luogo sicuro, come abbiamo visto a p. 91, che i cromosomi alla profase non sorgono da un punto dal quale si accrescono progressivamente fino a raggiungere la dimensione massima, come appunto avviene nella cristallizzazione di una soluzione in cui sia rimasto insoluto un cristallo, che si accresce progressivamente allorchè la soluzione p. es. si raffredda, e come sempre si deve verificare allorchè uno smescolamento è prodotto dalla presenza di nuclei di condensazione. Gli elementi cromatici invece sorgono, come abbiamo visto, in tutto il nucleo, presentando fin dal principio il massimo sviluppo di superficie che mai presenteranno, ed anzi quei tali granuli che sono stati presi come residui dei cromosomi nel nucleo intercinetico, se non scompaiono, si comportano passivamente nella riformazione dei cromosomi ¹⁾.

Dal punto di vista fisico è poi da notare che la presenza di un territorio di metastabilità ²⁾ fra quello stabile e quello labile, nel quale soltanto hanno importanza i nuclei di condensazione, è un fenomeno che a quanto pare esiste solo ³⁾ nella cristallizza-

¹⁾ Cfr. NEMEC '10 p. 279. Forse solo nel caso eccezionale dei blastomeri di *Ascaris megalocephala* vi può essere un rapporto genetico fra le estremità dei cromosomi rimaste compatte durante il periodo intercinetico e la formazione dei cromosomi.

²⁾ Cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 347-350.

³⁾ Un altro caso è quello delle soluzioni soprassature di gas in liquido cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 566 e ss.

zione ¹⁾ e nella condensazione dei gas ²⁾ ed anche ivi la importanza di quelli cessa al di là di un determinato limite (limite di metastabilità ³⁾, oltre il quale la condensazione dei gas ⁴⁾ e la cristallizzazione ⁵⁾ avviene spontaneamente anche nella completa assenza di qualunque traccia di nuclei di condensazione ⁶⁾. Nella cristallizzazione poi sembra sicuro, che in condizioni di alta viscosità del sistema, l'influenza dei nuclei di condensazione non si fa sentire che poco ⁷⁾ e per distanza minima ⁸⁾.

Ravvicinando dunque tutti questi fenomeni, e considerando i caratteri del modo obbiettivo di formazione dei cromosomi alla profase discussi a p. 61-3 e 75-83, possiamo affermare che è ben poco probabile che nel massimo numero dei casi i residui cromosomici non ancora scomparsi possano agire come nuclei di condensazione per la riformazione dei cromosomi della mitosi successiva. È però probabile che nei casi di mitosi rapidamente susseguentisi, in cui i cromosomi in gran parte non soggiacciono ad una completa dissoluzione, ma solo si rigonfiano più o meno fortemente e solo nelle parti più periferiche sono corrosi, realmente si produca alla mitosi successiva per prima cosa un riordinamento della massa restata più compatta ⁹⁾ e questa agisca da nucleo di condensazione di quella parte della cromatina che si era più completamente dispersa.

¹⁾ Cfr. p. es. l'ampia trattazione di questo argomento in WILH. OSTWALD '02 p. 101 per la trasformazione dei corpi polimorfici e, per le soluzioni p. 704-781. È importante notare (loc. cit. p. 717-8) che da una soluzione si possono fare precipitare idrati diversi con l'aggiunta dell'uno o dell'altra specie di cristalli.

²⁾ Cfr. FREUNDLICH '10 p. 293-7.

³⁾ Cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 291.

⁴⁾ C. T. R. WILSON ('97).

⁵⁾ Cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 774-780.

⁶⁾ È molto interessante che la quantità assoluta dei nuclei di condensazione necessaria per provocare lo smiscolamento diminuisce con l'aumentare della sovrassaturazione (cfr. anche ZSIGMONDY '05 p. 172-3 nota), sia che si tratti di frammenti cristallini della stessa sostanza, sia di sostanze estranee inerti (JOUNG '11, JOUNG e CROSS '11 (cfr. *Chem. Zbl.* 1911, I, 1397; e 1911, II, 1626). Non sembra però escluso che la loro azione possa essere solo limitata all'accelerazione del fenomeno (cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 776 e 779, DOELTER '05 p. 183-4).

⁷⁾ Cfr. JOUNG e CROSS '11 (*Chem. Zbl.* 1911, II, 1626).

⁸⁾ Cfr. DOELTER '05 p. 103. Questo fenomeno ha anche importanza per una spiegazione degli anelli e strati di LIESEGANG (cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 779).

⁹⁾ È però quasi sicuro che la riformazione dell'edificio cristallino non avverrà nemmeno in tale caso con un processo semplicemente inverso a quello del rigonfiamento; data la poca diffusione, il fenomeno in ogni distretto nu-

Molto interessanti sarebbero le notizie sul modo di regressione del rigonfiamento di cristalli di albuminoidi in sistemi chiusi e sull'influenza dei nuclei di cristallizzazione nella loro formazione, per sapere dentro quali limiti sia possibile credere verosimile una influenza dei residui cromosomici più o meno corrosi alla nuova profase. Che io sappia non sono state fatte ancora ricerche estese in proposito, e sarebbero quindi molto desiderabili.

Per ora sappiamo che nella gelificazione la presenza di particelle della fase solida ha una importanza solo molto limitata nell'accelerazione del fenomeno o nell'abbassamento dei limiti a cui quello si verifica ¹⁾, e non è quindi molto verosimile che nel caso della formazione dei cristalli colloidali l'influenza dei nuclei di cristallizzazione possa raggiungere un grado notevole.

Conclusione.

Conchiudendo possiamo affermare che se in generale, come abbiamo visto in questo e nei capitoli precedenti, l'identità delle condizioni che si ripetono alla profase di ogni determinata specie di mitosi spiega nel modo più completo l'identità di fenomeni che si possono osservare in essa per la cromatina nucleare ²⁾, non è escluso che la possibile coesistenza di sostanze di natura diversa, la debole

ciare derivato prevalentemente da un cromosoma si presenterà con caratteri analoghi a quelli della formazione dei cromosomi in sistemi isolati come nel caso dei cariomeriti. Il filamento elicoidale pericromosomico della BONNEVIE ('08), se esiste mai, potrebbe essere considerato come il rappresentante per ciascun distretto cromosomico di ciò che è la formazione dei cromosomi in irregolari avvolgimenti decorrenti prevalentemente nella zona periferica del nucleo nelle mitosi tipiche

¹⁾ Cfr. QUINCKE '02³ p. 1015 e 1040-1 ed i lavori di GARRETT ('03) ed EDUARDOFF ('09) riferiti da WOLF, OSTWALD '10 p. 181. Analogo del resto è il fenomeno osservato da HADY ('00 p. 98) dell'aumento delle dimensioni delle goccioline già formatesi nel lento raffreddamento di una soluzione di gelatina, mentre con rapido raffreddamento se ne formano di nuove. V. del resto anche FISCHER '99 figg. 21. Nello smescolamento di sistemi liquidi binari non è possibile osservare nessuna traccia di fenomeni di sovrassaturazione (cfr. WILH. OSTWALD '02 p. 673).

²⁾ La ragione principale per la quale ciò sembra tanto più evidente per le sostanze non organizzate che per quelle viventi, è che nelle prime, e nelle prime soltanto, possiamo constatare l'identità dei fenomeni offerti in condizioni identiche da eguali quantità della stessa sostanza che fra di loro non presentano alcun rapporto genetico necessario. Mentre infatti è sempre possibile supporre la derivazione comune dei cromosomi di mitosi non solo di uno stesso indivi-

diffusibilità dei sistemi prossimi allo stato critico, la capacità di rigonfiamento dei colloidi solidi anche se cristallizzati (che per essi accompagna sempre i fenomeni di soluzione), ed il residuare di frammenti che potrebbero forse agire come nuclei di cristallizzazione, possano avere importanza specialmente in alcuni casi nel determinare che una parte maggiore o minore della sostanza che costituiva un cromosoma alle telofase precedente vada a costituire anche un cromosoma alla profase successiva. Naturalmente in questi casi si tratta di una continuità genetica *sui generis* e sempre più o meno parziale, ma questi fenomeni puramente fisici, di cui gli ultimi forse si verificano specialmente nella moltiplicazione delle cellule genetiche e producono probabilmente ivi una più perfetta costanza numerica, mostrano come anche i casi eccezionali di continuità genetica più o meno perfetta possano essere fisicamente interpretati ¹⁾ senza dover ricorrere ad ipotesi vitalistiche.

duo, ma di individui diversi, nessuno penserà mai che i cristalli di cloruro di sodio ottenuti con una data reazione chimica possano aver rapporto con quelli della stessa sostanza ottenuti in un altro modo.

¹⁾ Benchè non enunciate sotto questa forma fisica, analoghe sono le idee semi-individualistiche di SARGANT ('96 p. 472), ROSENBERG ('09 p. 53), GODLEWSKI ('09 p. 155), ENRIQUES ('11 p. 107) e di altri che non si sanno decidere o non hanno il coraggio di dichiararsi apertamente contrarii al preformismo dell'ipotesi individualistica. Perfino BOVERI ('09 p. 205, 241 e WILSON ('09 p. 194) giungerebbero ad ammettere anch'essi quella forma di continuità genetica senza persistenza morfologica, che abbiamo visto teoricamente doversi verificare nel caso che tutti i cromosomi fossero di natura differente l'uno dall'altro, e capaci quindi di cristallizzare puri da un'unica soluzione (cfr. P. DELLA VALLE '09 p. 152-3, e p. 258 di questo lavoro).

VII. Natura e cause del ciclo mitotico.

Il ciclo mitotico nel suo insieme.

Analizzati sistematicamente tutti i fenomeni morfologici che il ciclo della cromatina presenta nei suoi diversi momenti, ci resta ora da dare uno sguardo d'insieme a tutto il complesso di queste metamorfosi morfologiche per vedere quale sia l'andamento generale del processo ed a quale categoria di fenomeni esso sia da riportare.

Con questa analisi però, come si comprende, il problema non è punto esaurito, perchè resta ancora da conoscere quale sia la causa vera di tutte le modificazioni di cui non abbiamo che analizzato il semplice lato formale.

In proposito però intravediamo per ora soltanto qualche cosa e perciò, come abbiamo detto anche nell'introduzione, non è ancora scientificamente serio approfondire questo che è certo il lato meno noto ed il problema più difficile della morfologia della cromatina.

Il ciclo mitotico come effetto di mutamenti citoplasmatici.

Da un punto di vista generalissimo possiamo affermare, non solo che le modificazioni morfologiche della cromatina durante il nucleo a riposo sono strettamente collegate con modificazioni che si verificano nel citoplasma, ciò che è di per se evidente, ma anche, come è sicuro almeno in alcuni casi, che le modificazioni del citoplasma costituiscono un fenomeno che non è causato dalle modificazioni nucleari. Importantissime a questo proposito sono specialmente le osservazioni di WILSON ('04 p. 53) che le modificazioni di forma che una parte dell'uovo di *Deutalium* (« sacco vitellino ») suole presentare contemporaneamente a ciascuna delle prime mitosi di segmentazione, continuano perfettamente coincidenti con queste anche quando tale parte del citoplasma priva di nucleo sia stata sperimentalmente isolata, e quella di Mc CLENDON ('08 di possibili divisioni consecutive di uova annucleate. In intima relazione con queste osservazioni è il fatto, constatato da molto tempo, della contemporaneità assoluta delle mitosi di nuclei che si trovano im-

mersi in un protoplasma continuo ¹⁾. In altri casi, invece di assoluta contemporaneità, si osserva come un'onda mitotica che si propaga da un punto ad un altro del tessuto, anche attraverso pareti cellulari, in modo che, progredendo in una determinata direzione, si osservano stadii della mitosi sempre più avanzati, mentre tutti gli elementi che sono ad un determinato livello si trovano ad uno stadio esattamente identico.

Sono infine da ricordare a questo proposito anche i fatti che esamineremo più tardi, che dimostrano come in alcuni casi certamente ed in altri casi probabilmente, la verifica di forme di aggregazioni della cromatina meno complesse del solito è in relazione con alterazioni dell'ambiente ²⁾.

È noto però che BOVERI ('05) ha affermato che sono le variazioni nucleari il fenomeno primario che determina il verificarsi delle modificazioni citoplasmatiche mitotiche, fondandosi sull'osservazione che uova identiche emi- o diplocariotiche per questo solo fatto presentano una mitosi di più o di meno, in modo da ricostituire il rapporto nucleo-citoplasmatico normale. Ciò, come si comprende, non esclude che il fenomeno possa essere stato invece causato da alterazioni del normale ciclo citoplasmatico ³⁾ dovute alla differenza della massa di cromatina presente, cioè rallentato in caso di aumento di massa ed accelerato in caso di diminuzione di massa, fino a che non si sia ricostituito il rapporto normale, raggiunto il quale la velocità del ciclo citoplasmatico riprende il suo valore normale ⁴⁾.

¹⁾ Ciò si verifica p. es. nei nuclei che si trovano nel sincizio parietale dei primi momenti della formazione dell'endosperma (cfr. p. es. STRASBURGER '87 p. 577-8 fig. 190), per i vasi plurinucleati delle Dioscoreacee (PIROTTA e BUSCALLONI '98 p. 241-2) e per molti casi in cui anormalmente esistono due nuclei invece di uno (cfr. NEMEC '10 p. 148-9 e p. 99). Per gli animali osservazioni simili sono state fatte, come è noto, per le mitosi di segmentazione specialmente allorché non è ancora comparsa traccia di differenziazione, per le mitosi del periodo di moltiplicazione delle cellule genetiche, per quelle che si verificano nel sincizio perilecitico degli embrioni di pesci nei primi tempi della sua esistenza e così via.

²⁾ Cfr. anche p. 114 e ss.

³⁾ CONKLIN '12 p. 29-32 cerca di sostituire all'ipotesi di BOVERI della determinazione esclusivamente nucleare dei fenomeni mitotici, quella più probabile di una coincidenza di molteplici cicli endocellulari cooperanti. Ciò che è detto nel testo mostra come in ogni modo l'importanza del ciclo della sostanza nucleare non deve avere che scarso valore determinante.

⁴⁾ Le obiezioni di ERDMANN '08 p. 114 all'ipotesi di BOVERI, fondate sulla

Valore decisivo per questo fondamentale problema della fisiologia generale delle modificazioni morfologiche mitotiche della cromatina, potrebbero forse avere gli studi sulla citologia della segmentazione di uova fecondate con spermatozoi appartenenti ad un'altra specie, nel caso che le due specie avessero un ritmo diverso di segmentazione in condizioni normali. Infatti, se il ciclo morfologico della cromatina fosse un fenomeno realmente autonomo e primitivo della cromatina, dovrebbe essere ciò riconoscibile in tali condizioni, poichè la cromatina derivata dal pronucleo maschile, non potrebbe trovarsi in accordo di fase (nel senso acustico) con la cromatina derivata dal pronucleo femminile e dovrebbe quindi o presentarsi già sotto forma di cromosomi quando l'altra metà si trova ancora sotto forma di nucleo a riposo, o trovarsi invece essa sotto forma di nucleo a riposo mentre l'altra metà ha già assunta la forma di cromosomi.

Ora, poichè in nessuno degli ibridi di cui è stata studiata citologicamente la segmentazione è stato trovato mai nulla di simile ¹⁾, nemmeno nei casi in cui lo sviluppo non procede oltre che poco, e per di più gli studi di MOENKHAUS ('04) sulla segmentazione degli ibridi di *Fundulus* \times *Moenilia*, (cioè di due specie che hanno uova che si segmentano con ritmo diverso) non solo hanno dimostrato contemporaneità del ciclo delle cromatine di diversa derivazione fino dai primi stadii, ma hanno provato anche che il ritmo seguito è proprio quello della specie alla quale appartiene l'uovo, sembra che si possa avere il diritto di affermare che sono prevalentemente le modificazioni cicliche citoplasmatiche quelle che causano le variazioni morfologiche mitotiche della cromatina. Dalle esperienze di BOVERI poi, come abbiamo visto, risulta che tale ciclo può essere accelerato o rallentato da aumenti o da diminuzioni del normale rapporto nucleo-citoplasmatico.

progressiva diminuzione del volume cromosomico nelle mitosi di segmentazione di Echinodermi, non possono essere considerate valide dopo quanto abbiamo detto a pag. 143-149.

1) Le osservazioni di BALTZER '09 sulle anomalie della cariocinesi nella segmentazione di ibridi di Echinodermi non hanno a che fare con ciò e sono identiche a quelle che si osservano in numerosi altri casi di anomalie del processo mitotico (Cfr. P. DELLA VALLE '11² p. 155-162).

La causa del limite di accrescimento della cromatina.

Dato ciò non è nemmeno assurdo pensare che anche citoplasmatica sia la causa per la quale la cromatina non può raggiungere in una cellula che una massa doppia di quella che aveva alla telofase precedente. Come è noto, BOVERI da questo fatto che egli per primo riconobbe, ha dedotta la necessità di ammettere nella cromatina l'esistenza di parti individualizzate aventi determinate dimensioni massime, in modo che non possono aumentare di numero che scindendosi, ed ha creduto di potere identificare queste con i cromosomi; mentre FICK, ed io ('09 p. 141) abbiamo fatto notare che tale ragionamento sarebbe stato doveroso estenderlo invece fino agli ultimi costituenti elementari della cromatina.

Date le presenti considerazioni sulla importanza fondamentale del citoplasma nel determinare il ritmo del ciclo mitotico della cromatina e quindi il momento della comparsa dei cromosomi, tale conseguenza della necessità dell'esistenza di enti individualizzati nella cromatina deve per lo meno essere messa nuovamente in discussione. Nè è buona ragione in suo favore l'argomento che mentre con l'ipotesi di particelle elementari di grandezza massima determinata il fatto diviene semplice, per ora ignota e certo molto complessa e basata sulle proprietà degli equilibri chimici, dovrebbe essere la spiegazione della causa per la quale, in un sistema così complesso come quello della cellula, debbono esistere tali limiti quantitativi alla produzione di una determinata sostanza. Questo infatti non è che il solito vantaggio delle spiegazioni vitalistiche micromeristiche rispetto a quelle chimicofisiche: di apparire cioè più semplici solo perchè sotto altra forma ripetono il fenomeno stesso da spiegare. Meglio confessare apertamente la nostra attuale ignoranza che contentarsi di verbalismi che possono dare l'illusione di una conoscenza reale delle cause dei fenomeni.

Questo quanto al ciclo della cromatina considerato in tutto il suo insieme. Quanto alle modificazioni morfologiche che avvengono durante il breve periodo della mitosi, restano ancora da considerare alcuni caratteri generali costanti:

1. La mitosi, anche per ciò che riguarda la morfologia della cromatina, può presentarsi assolutamente identica in organismi straordinariamente diversi.

Tale assoluta identità, nella immensa molteplicità di forme organiche, porta come conseguenza necessaria ad affermare che tali modificazioni morfologiche della cromatina, per quanto apparentemente complesse, debbono essere nondimeno il risultato di pochissimi fattori cooperanti ¹⁾, giacchè tanto più numerose sono le combinazioni possibili e quindi tanto più frequente la variabilità quanto più numerosi sono i fattori che debbono concorrere al risultato ²⁾.

Reversibilità apparente del ciclo.

II. I fenomeni morfologici della cromatina durante la mitosi, sono delle variazioni di dispersità di emulsoidi almeno apparentemente reversibili ³⁾. Infatti, da uno stato omogeneo della cromatina si formano i cromosomi che finiscono con lo scomparire ricostituendo un sistema identico a quello da cui si era partiti. Ciò è specialmente evidente nei casi in cui non avviene nemmeno separazione della massa originaria in due, come nelle mitosi unipolari studiate da M. BOVERI, poichè ivi addirittura si ricostituiscono le condizioni preesistenti alla formazione dei cromosomi ⁴⁾. Poichè però come abbiamo visto (cfr. p. 233-4), gli stadii che si attraversano alla telofase non sono assolutamente gli stessi di quelli per i quali la cromatina passa alla profase ⁵⁾, il processo della formazione dei cromosomi più che ai fenomeni reversibili omodromi appartiene a quelli eterodromi ⁶⁾.

Si comprende però che questa reversibilità riguarda solo il lato fisico del fenomeno e non quello chimico, giacchè tutti i fenomeni chimici che costituiscono l'essenza della vita sembra che abbiano il carattere di irrimediabilità e tale appare anche in questo caso il

¹⁾ Come abbiamo visto a p. 79-83 è quasi certo che il sistema nel quale si possono verificare fenomeni morfologici del tipo di quelli mitotici deve essere per lo meno quaternario.

²⁾ Non per altra ragione gli organi sono più uniformi degli organismi e le cellule più uniformi ancora degli organi.

³⁾ Per il fenomeno della reversibilità dei cambiamenti di dispersità dei colloidi cfr. p. es. WOLF, OSTWALD '10 p. 28, 47, 115, 271. Per la diffusione dei fenomeni reversibili in biologia cfr. SCHULTZ '08.

⁴⁾ Per il raddoppiamento della massa alla fine del secondo ciclo, che anche in questo caso si verifica, cfr. quanto abbiamo detto testè.

⁵⁾ La principale differenza è che alla telofase non avviene un aumento di lunghezza dei singoli cromosomi inverso all'accorciamento pro-anafasico, ma lo stato omogeneo si riottiene per rigonfiamento e soluzione.

⁶⁾ Cfr. WOLF, OSTWALD '10 p. 272.

progressivo aumento di massa della cromatina prodotta durante la moltiplicazione e lo sviluppo di qualunque organismo.

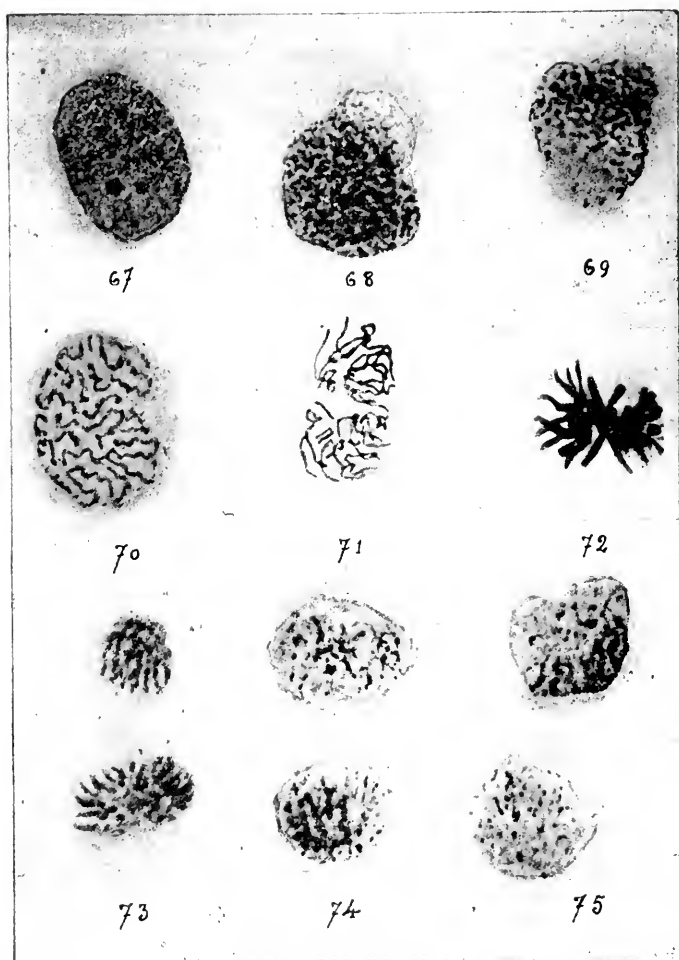


Fig. 67-75. — Il ciclo mitotico della cromatina comp.

(Fotografie orig. di mitosi di nuclei dell'epitelio di laminette branchiali di larve di *Salamandra maculosa*).

Fig. 67. Primo inizio della profase.

Fig. 68. Smescolamento ulteriore.

Fig. 69. Inizio della riconoscibilità delle torsioni elicoidi.

Fig. 70. Torsioni elicoidi evidenti.

Fig. 71. Svolgimento delle torsioni profasiche.

Fig. 72. Divisione longitudinale.

Fig. 73. Inizio della dissoluzione telofasica.

Fig. 74. Ulteriore corrosione dei cromosomi; individualizzazione del nucleo come tale.

Fig. 75. L'ultime vestigie dei cromosomi.

Molto interessante sarebbe sapere a questo proposito se esistono differenze tra l'influenza che determinate forze esterne (p. es. aumenti o diminuzioni di temperatura) esercitano sulla profase da una parte e sulla telofase dall'altra; e, se esistono, cercare di determinarle quantitativamente, per vedere di avere notizie in questo modo sulla natura dei due processi che producono i due effetti opposti della formazione e della scomparsa dei cromosomi. Dai dati pubblicati da JOLLY ('02 e '04) per la durata delle diverse fasi della mitosi a diverse temperature risulta che sono accelerate o ritardate tanto la fase progressiva che quella reversiva e sembra anche che si possa affermare che non lo sono in modo sensibilmente diverso. È dunque più che probabile che in queste modificazioni di dispersità della cromatina il calore non abbia normalmente alcuna parte essenziale.

Le variazioni inverse di dispersità del nucleo e della cromatina.

III. La mitosi, per ciò che riguarda lo sviluppo di superficie della « sostanza nucleare » rispetto al citoplasma è un periodo di transitorio aumento di superficie, poichè si passa dal nucleo unico ellissoidale ai molti cromosomi isolati. Questo fatto sul quale abbiamo già richiamata l'attenzione a p. 80 è da ricordare di nuovo per l'importanza che esso ha nell'analisi fisica delle forme di passaggio da cariocinesi ad amitosi e per l'amitosi stessa. La diminuzione di sviluppo di superficie poi va dal momento in cui i cromosomi divengono liberi alla profase, ai primi momenti della telofase, mentre l'aumento si verifica per tutto il resto del ciclo mitotico ma specialmente alla profase. Come abbiamo detto a p. 220 la scissione longitudinale e l'allontanamento delle due parti della massa della cromatina alla metafase non è da considerare come vero aumento di superficie.

IV. Il carattere fondamentale costante del comportamento della cromatina in quanto tale durante la mitosi, è quello di una diminuzione di dispersità, passando da una condizione molto dispersa ad uno stato di condensazione maggiore (cfr. anche p. 64)¹). Essendo considerato il grado di dispersità di un dispersoide come una condizione di equilibrio fra la tensione superficiale positiva e quella

¹ V. anche ERDMANN '08 p. 120. Per l'importanza di questo fatto nelle forme intermedie fra cariocinesi ed amitosi. cfr. p. 285-288. Per la natura cristallina delle parti che così si ottengono, cfr. p. 164-168.

negativa ¹⁾, la causa immediata della formazione dei cromosomi, del loro numero, delle loro grandezze, del loro accorciamento e della loro sparizione, come abbiamo visto nei relativi capitoli, debbono essere considerate appunto le variazioni del valore di queste forme di energia.

Questa diminuzione del grado di dispersità della cromatina durante la mitosi, sta d'altra parte in ottimo accordo con il fatto che l'attività fisiologica cellulare sembra che si arresti durante la mitosi ²⁾; e non è improbabile, date le sicure correlazioni funzionali esistenti fra nucleo e citoplasma, che ciò dipenda da diminuita attività chimica della cromatina. È noto infatti il principio, valido p. es. per le soluzioni e lo stato amorfo in confronto a quello cristallino, che lo stato che contiene la maggiore quantità di energia è quello più capace di reazioni ³⁾.

Durata relativa dei fenomeni mitotici.

V. I fenomeni mitotici costituiscono solo una parte brevissima di tutto il ciclo della cromatina che va p. es. da una telofase alla successiva. Questa constatazione è importante perchè, data la relativa lentezza con la quale si verificano i fenomeni chimici della vita, è molto probabile che questi abbiano importanza notevole solo durante i periodi intercinetici, mentre nel periodo della cariocinesi propriamente detta debbono avere importanza solo come cause liberatrici di cambiamenti fisici (numero e sviluppo di superficie relativa di fasi coesistenti).

Molto interessanti a questo proposito sarebbero nuovi studi intorno alle variazioni assolute e relative della velocità del periodo della cariocinesi propriamente detta da una parte e di tutto il ciclo dall'altro, tanto più che i dati che finora abbiamo sembrano contraddittorii. Mentre infatti il rallentamento del ciclo che si verifica per diminuzione di ossigeno ⁴⁾ o per inoltramento dello svi-

¹⁾ Cfr. p. 66-67 e 244.

²⁾ MEVES '99; NEMEC '10 p. 309. Le esperienze di YATSU ('04) sullo stabilirsi delle differenziazioni citoplasmatiche ovariali contemporaneamente alla scomparsa dei limiti del nucleo dell'ovocite si riferiscono ad un caso non omologabile ad una mitosi normale e non provano che il secondo fenomeno sia la causa del primo.

³⁾ Cfr. p. es. TAMMANN '03 p. 43. Già TELLYESNICZKY '05 p. 124 ha ricordato a questo proposito l'antica formulazione di questo principio: « Corpora non agunt nisi soluta ».

⁴⁾ HANSEMAN '93 p. 32

luppo ontogenetico ¹⁾ sembra che lasci quasi invariata la durata della mitosi propriamente detta, le variazioni di temperatura che accelerano o rallentano i fenomeni di sviluppo accelerano o rallentano anche il decorso della cariocinesi, e sembra anche dalle esperienze di MALTAUX e MASSART ('06) che ciò in *Chilomonas paramecium* avvenga in modo proporzionale, perchè non varia nelle culture a temperature diverse la percentuale degli stadii di divisione ²⁾.

Altri aspetti della mitosi.

VII. Non esiste finora alcun argomento decisivo per dovere ammettere che la sostanza che costituisce i cromosomi durante la mitosi sia chimicamente diversa da quella dalla quale si forma nel nucleo intercinetico, poichè tutte le differenze trovate (cfr. spec. NEMEC '10 cap. XVI), non sono diverse da quelle che esistono p. es. fra un cristallo colloidale ed una soluzione colloidale della stessa sostanza (cfr. anche p. 252) ³⁾. Allo stato attuale le affermazioni chimiche in proposito sull'aumento o la diminuzione di acido nucleinico e cose simili, sono molto più antiscientifiche delle più arbitrarie costruzioni ipotetiche sul valore ereditario dei singoli cromosomi, e non è dire poco.

VIII. La determinazione dei fenomeni cariocinetici, comprendendo in questi anche quelli citoplasmatici, è in alto grado indipendente dalle condizioni esterne, poichè in un identico ambiente si trovano cellule che stanno nel periodo intercinetico e cellule che stanno nelle più diverse fasi della cariocinesi. Questo fatto, evidente specialmente per le cellule isolate (p. e. cellule nucleate del sangue), prova che sono variazioni *interne* del sistema quelle che determinano tali fenomeni.

¹⁾ ERDMANN '08 p. 230.

²⁾ La teoria di ciò è esposta in HANSEMAN '93 p. 30-33. Poichè sul numero delle mitosi che si osservano nei preparati fissati e colorati ha importanza però, oltre che la durata relativa del periodo cariocinetico rispetto alla durata totale del ciclo, anche la durata assoluta di questo, non è possibile dedurre nulla dai soli dati sulla frequenza relativa delle mitosi in due casi diversi, se non si sa anche in quale rapporto stanno fra di loro le durate totali del ciclo completo nei due casi.

³⁾ Per una analisi critica dei fenomeni offerti dalle soluzioni di albuminoidi fuori degli organismi, da un punto di vista prevalentemente fisico, cfr. SPIRO '04.

Cicli endocellulari analoghi al ciclo mitotico.

Riprova dell'ordine di idee esposto è il fatto che cicli morfologicamente simili se non identici a quello della cromatina, cioè variazioni cicliche di dispersità, possono anche osservarsi per altre fra quelle sostanze di cui risultano gli organismi, e ciò sia in modo autonomo che in modo artificialmente provocato.

Fra le strutture endonucleari che spontaneamente si formano e si dissolvono in modo periodico, l'esempio più tipico sono i nucleoli, specialmente degli oociti dei vertebrati meroblastici di cui CARNOY e LEBRUN ('97-00) e CERRUTI ('06) ci hanno fatto conoscere i cicli che varie volte si ripetono. Sono da ricordare poi anche la ciclica comparsa osservata da HUYE e ROSENBERG di formazioni endonucleari nelle cellule glandolari di *Drosera* correlativamente agli stadii di riposo e di attività fisiologica della cellula, e le artificiali variazioni di grandezza dei granuli del macronucleo di infusorii che FAURÉ-FRÉMIET ha ottenuto in modo reversibile con l'azione di deboli soluzioni acide o alcaline.

Analoghi fenomeni si possono osservare anche per numerose formazioni che si riscontrano nel citoplasma.

Ho già altrove notato (P. DELLA VALLE '09 p. 137 nota, FAURÉ-FRÉMIET '11 p. 196, P. DELLA VALLE '11² p. 164), la grande analogia che esiste fra i fenomeni della formazione dei cromosomi e le variazioni cicliche del numero dei frammenti del macronucleo di alcuni infusorii durante la divisione cellulare, ed è inutile quindi ritornarvi. Modificazioni transitorie del grado di dispersità di formazioni citoplasmatiche durante la divisione cellulare sono probabilmente da considerare: I. I raggi acromatici, per la formazione dei quali BOVERI ('95) pensò alla cristallizzazione di una sostanza da un miscuglio. II. La formazione di condriomiti da associazione di condriosomi (cfr. spec. MEVES '08² p. 839-40) e la loro risoluzione in granuli (cfr. p. 97, 104 e 238). Interessante per questa evidente analogia (cfr. spec. GIGLIO-TOS e GRANATA '08) fra il comportamento della sostanza che costituisce i mitocondri e la cromatina nucleare, è pure la straordinaria somiglianza che quella può presentare in alcuni momenti con la struttura del nucleo intercinetico ed in altri con i più tipici cromosomi, anche nella stessa cellula in momenti diversi (cfr. spec. FAURÉ-FRÉMIET '10¹, p. 510).

III. La scomparsa transitoria della struttura miofibrillare nelle cellule muscolari in mitosi (cfr. p. 238).

IV. La scomparsa dei cristalloidi endonucleari di alcune cellule di *Melampyrum arvense* studiate da ZIMMERMANN ('93¹ p. 352 fig. 6), e dei nucleoli in generale che si sciolgono durante la cariocinesi per riformarsi nuovamente alla telofase, comportandosi cioè in modo esattamente inverso ai cromosomi.

Modificazioni cicliche di dispersità di formazioni citoplasmatiche, però non in relazione con la divisione cellulare e non periodiche se non a intervalli lunghi e dopo complesse modificazioni, ne esistono parecchie. Fra i casi che maggiormente ricordano la morfologia del ciclo della cromatina citerò specialmente la formazione del nucleo vitellino per associazione di granuli sorti da un substrato morfologicamente omogeneo, e specialmente di quello degli oociti di Copepodì studiato da MOROFF '08 che abbiamo avuto spesso occasione di citare perchè si presenta sotto forma di nastri capaci anche di scissione longitudinale, che scompaiono, omogeneizzandosi con l'ambiente per progressiva diminuzione della nettezza dei limiti e per corrosione interna, cioè proprio come i cromosomi. Degne di speciale menzione sono poi le variazioni di dispersità che subisce durante l'anno la « sfera attrattiva » ¹⁾ degli spermatogonii di Salamandra. Secondo le osservazioni di MEVES ('94), questa alla primavera forma un'unica massa che si suddivide progressivamente durante l'estate e l'autunno in pezzi sempre più piccoli, i quali tornano poi nell'inverno a riunirsi riformando così nuovamente alla primavera successiva un corpo unico.

Più lontane, ma sempre interessanti, sono le analogie con la scomparsa e ricomparsa dei pirenoidi in alcune cellule vegetali (cfr. NEMEC '10 p. 389), dei granuli di vitello negli oociti (i quali, seguendo nella « Keimbahn » durante le generazioni successive p. es. di specie partenogenetiche, compaiono durante l'accrescimento degli oociti e scompaiono negli stadii di avanzata segmentazione) e con altri casi simili. Sono infatti da ricordare anche p. es. le produzioni di granuli o di speciali differenziazioni nel citoplasma per effetto di agenti esterni, osservati sia con l'ultramicroscopio che

¹⁾ GIARDINA '03 dubita che si possa trattare realmente della sfera attrattiva.

con i soliti mezzi citologici ¹⁾, come pure la produzione di « forme mieliniche » dal citoplasma precedentemente citati (cfr. p. 243) ²⁾.

Del resto anche delle cellule come tali sono capaci di formare in determinate condizioni delle aggregazioni, che in condizioni diverse si dissolvono, cioè possono presentare variazioni di dispersità nell'ambiente esterno. NEMEC ha citato ('10 p. 391) la formazione di plasmodesmi; ma, come abbiamo visto, più che questo esempio dove è probabile che i fenomeni siano molto più complicati, sono da ricordare la formazione di pile da parte di eritrociti isolati e la risoluzione di quelle nei singoli costituenti per effetto di leggero riscaldamento del sangue, o la risoluzione nei singoli blastomeri di un uovo di echino in segmentazione posto in acqua di mare priva di calcio e la riunione di tali elementi di nuovo in un complesso unico quando la membrana ovulare è rimasta intatta e le uova vengono riposte in acqua normale contenente calcio ³⁾.

Questo grande numero di fenomeni formalmente simili in modo più o meno notevole al ciclo mitotico, nonostante che certamente non esista alcuna somiglianza chimica fra le sostanze che le presentano e la cromatina, e spesso anche le condizioni in cui si verificano siano diverse, dimostra per prima cosa che le variazioni di dispersità sono un fatto che facilmente può verificarsi nei sistemi organizzati, mentre la relativa uniformità loro dimostra ancora una volta che si deve trattare sempre di fenomeni che si verificano in un sistema relativamente semplice (cfr. anche p. 274-5).

Le possibili cause del ciclo mitotico.

Ed ora resterebbe la parte più importante di tutta questa nostra ricerca. Quale è la causa di tutti questi fenomeni?

Nonostante che fin dall'introduzione abbiamo dichiarato di non volercene occupare perchè troppo lontani siamo certamente da una conoscenza anche solo approssimativa dei fatti, pure è necessario esaminare almeno la diversa probabilità delle diverse possibili vie di spiegazione.

¹⁾ Cfr. p. es. la produzione artificiale di « trichiti » nel citoplasma di *Didinium* mediante soluzione satura di solfato di magnesio, ottenuta da FAURÉ-FRÉMIET ('11²).

²⁾ Fenomeni simili sono stati raccolti da REZICKA ('07 p. 531-7) che diede ad essi il nome di « metabolismo morfologico del protoplasma ».

³⁾ Da JENKINSON '09 p. 150.

Come abbiamo visto (cfr. p. 279) le cause dei fenomeni mitotici debbono essere variazioni interne del sistema cellulare, e queste quindi non possono essere primitivamente che di natura chimica, e solo può variare nelle diverse spiegazioni la natura e la vistosità di tali mutamenti.

Ora un fenomeno di diminuzione di dispersità quale è quello della cromatina durante la mitosi, che ha, come abbiamo visto nel cap. II § 2, tutti i caratteri di uno smescolamento di un emulsioide le cui particelle hanno caratteri analoghi a quelle dei cristalli fluenti e dei cristalli di albuminoidi, può essere prodotto: I. Da variazioni chimiche cicliche autonome della fase dispersa o del mezzo di dispersione per le quali variano anche i valori della tensione superficiale delle due fasi in presenza e quindi anche lo sviluppo di superficie possibile fra di esse; II. Da variazioni cicliche nella concentrazione della fase dispersa nel mezzo di dispersione ¹⁾ per aumento o diminuzione sia dell'uno che dell'altro ²⁾, dovute a cause chimiche; III. Da variazioni della composizione del mezzo di dispersione per variazioni della proporzione di un altro componente ³⁾, dovute, sia a neoproduzione di esso per cause chimiche, sia alla sua penetrazione dall'esterno, per mutamenti della permeabilità della parete di separazione dovuti a cambiamenti chimici di questa, sia pure lievissimi; IV. Da variazioni della differenza di potenziale fra la fase dispersa ed il mezzo di dispersione dovute anche queste a reazioni chimiche che si verificano in esse, o anche

¹⁾ La diminuzione di dispersità per aumento della concentrazione oltre un determinato limite è un fatto notissimo per le vere soluzioni disperse molecularmente, ma fatti simili esistono anche per gli emulsoidi (cfr. WOLF. OSTWALD **10** p. 285 e 327-8).

²⁾ In questa categoria rientrano anche i fenomeni, forse più complessi, di soluzione di complessi colloidalì per eccesso tanto dell'uno che dell'altro dei componenti che li producono (cfr. WOLF. OSTWALD **10** p. 495). Ho già ricordato (p. 68 nota 2) che a questa categoria secondo MAYER (**06**) apparterebbero anche i nucleoproteidi e le nucleine.

³⁾ Per gli emulsoidi solubili solo in un miscuglio di due liquidi cfr. p. 68 nota 2. A questa categoria appartengono anche le diminuzioni reversibili di dispersità causate negli emulsoidi da sali neutri in notevole concentrazione (cfr. p. es. SPIRO **04** e WOLF. OSTWALD **10** p. 25, 154, 461-2, 466-7), come pure quelle, reversibili dentro determinati limiti, dovute alla concentrazione maggiore o minore di sostanze coagulanti o peptizzanti (cfr. p. es. WOLF. OSTWALD **10** p. 24 e 307-309).

all'esterno, nel caso che tale risultato fosse dovuto a diverso assorbimento dei diversi ioni.

Come si vede queste sono tutte spiegazioni possibili, ma tutte straordinariamente ipotetiche, e tali che per ora non abbiamo alcuna ragione per credere piuttosto all'una che all'altra o ad un complesso vario di queste ¹⁾, o infine anche ad altre qui non considerate nemmeno.

In tema di verosimiglianza la seconda interpretazione avrebbe il vantaggio di cominciare a dare un barlume di interpretazione del fenomeno del limite quantitativo di accrescimento della cromatina in un ciclo mitotico, mentre la terza ha su tutte il vantaggio: di richiedere il minimo possibile di cambiamenti chimici, specialmente sotto la forma di variazioni di permeabilità delle pareti di separazione; di dare una spiegazione della rapidità del decorso mitotico; e specialmente di accordarsi con quelle che abbiamo visto a p. 79-83 e 246 essere le condizioni indispensabili di equilibri delle diverse fasi coesistenti nella mitosi nei diversi momenti ²⁾. Quanto alla quarta ipotesi che è stata l'unica finora accennata da coloro che si sono occupati di recente con una certa preparazione scientifica dei problemi della meccanica della mitosi ³⁾, è da notare che senza alcun dubbio grandissima è l'importanza che hanno le variazioni delle cariche elettriche nei mutamenti di dispersità dei colloidi. È però da notare che tale importanza è molto maggiore per i suspensoidi che per gli emulsoidi, ciò che è in ottimo accordo con la differenza di composizione poco notevole delle due fasi in presenza ⁴⁾. Ho già ricordato (cfr. p. 183-4) infatti che ormai

¹⁾ P. es. la concentrazione necessaria per produrre in determinati emulsoidi diminuzione di dispersità mediante soluzioni di sali neutri, è tanto minore quanto più concentrato è l'emulsoide (cfr. WOLF, OSTWALD '10 p. 456, 463 e 490-1).

²⁾ LILLIE ('11 p. 711-730) ha sviluppata una teoria della meccanica della mitosi nella quale la variazione di permeabilità della membrana nucleare ha una grande importanza, però specialmente come origine delle cariche elettriche supposte nella cromatina durante la mitosi. A qualche cosa di simile ha accennato anche ALBRECHT ('02² p. 811).

³⁾ Cfr. spec. LILLIE ('03 p. 161 e '11 p. 711-730). Come abbiamo visto a p. 83 nota 1 e p. 188, ESQUERES ('11 p. 199-200) pure essendo in quest'ordine di idee, è stato tratto su di una strada certamente falsa dalla credenza in uno spirito profasico continuo e dalle affermazioni erronee di PENTIMALLI sull'aumento della carica elettrica dalla pro- alla metafase.

⁴⁾ Cfr. p. 65 e WOLF, OSTWALD '10 p. 238, 167-176, 498 e sgg.; FREUNDLICH '10 p. 148, 156-160.

è sicuro che per gli emulsoidi non ha punto validità generale la coincidenza affermata da HARDY fra la condizione di isoelettricità tra la fase dispersa ed il mezzo di dispersione e la coagulazione del sistema. Se a ciò si aggiunge anche che finora nulla prova che fenomeni elettrici abbiano una parte notevole nella formazione o nella soluzione dei cristalli, si giunge alla conclusione che si ha tutto il diritto di essere scettici rispetto all'ipotesi che le variazioni di dispersità della cromatina dipendano da variazioni di natura elettrica. Naturalmente, ciò nondimeno la dovremmo accettare se vi fossero prove in suo favore, ma, come abbiamo visto a p. 190 finora siamo ancora lontani dal possederne¹⁾ e quindi per lo meno si deve affermare che attualmente essa ha lo stesso grado di probabilità delle altre ipotesi esposte.

Analisi fisica della serie completa delle forme di divisione nucleare.

Come appendice dell'analisi fisica della morfologia della cromatina durante la cariocinesi normale è da studiare, con questo stesso indirizzo, almeno sommariamente, il comportamento suo nelle forme anormali della cariocinesi, che, come ho dimostrato in un precedente lavoro (P. DELLA VALLE '11²⁾), costituiscono obbiettivamente in tutti gli organismi, sempre una sola serie continua, anche dal punto di vista morfologico qui esaminato. In questo modo quindi la cariocinesi normale viene considerata solo come uno degli infiniti casi possibili di tale serie, e l'analisi di questo problema viene ad essere la trattazione più generale possibile della morfologia della cromatina durante la divisione nucleare.

Poichè però, come ho dimostrato in quello studio, la cariocinesi tipica costituisce una delle estremità della serie e propriamente quella durante la quale la cromatina subisce la diminuzione di dispersità massima, e le altre forme, quando se ne possono osservare in serie, compaiono sempre nell'ordine che va dalla cariocinesi all'amitosi, è perfettamente lecito partire dall'analisi ora fatta del fenomeno cariocinetico tipico per interpretare fisicamente quelle

¹⁾ Il nuovo articolo di PENTIMALLI (comparso nel 34° volume dell'Archiv für Entwicklungsmechanik durante la correzione delle bozze di stampa del presente lavoro) è tecnicamente deficiente quasi quanto quello di cui abbiamo parlato a p. 187-188. e non porta quindi nessun contributo serio a questo problema.

forme di divisione nucleare che si discostano più o meno notevolmente dalla mitosi tipica.

Per tutte le forme osservate di questo fenomeno sono completamente validi, come è facile constatare, tutti i caratteri fondamentali del processo cariocinetico da noi testè analizzati a p. 274-279. Due soli di tali caratteri (il IV e il V) sono diversamente pronunciati nei diversi casi: l'aumento di dispersità della « sostanza nucleare » nel citoplasma (risoluzione del nucleo in numerosi cromosomi) e la diminuzione di dispersità della cromatina, diffusa nel cario-plasma durante il periodo intercinetico (formazione di cromosomi e loro numero).

Ora, rimandando per ciò che riguarda il lato citologico dei fenomeni alla mia precedente memoria e per ciò che riguarda il significato di tali fenomeni nella mitosi tipica a ciò che abbiamo detto a p. 75-77 e 79-83 di questo lavoro, risulta evidente il significato fisico della differenza degli aspetti che si osservano nei diversi casi.

Infatti, abbiamo mostrato a p. 81-82, che nella mitosi normale, con ogni probabilità la formazione dei cromosomi è collegata alla scomparsa del nucleo come tale, ed abbiamo interpretato quest'ultimo fenomeno come una soluzione preceduta da rigonfiamento più o meno notevole, facendo anche vedere come fenomeni completamente simili si possono fisicamente riprodurre con un sistema quaternario (cfr. p. 82). Ora, riferendoci di nuovo per semplicità allo schema ivi esposto, se la quantità di D che viene aggiunta al sistema è in quantità minore di quanto sarebbe necessario per produrre completamente il fenomeno, incompleta sarà la soluzione di B in C, e così pure meno accentuato sarà lo smescolamento di A in B, e quindi obbiettivamente si osserverà, per differenze poco notevoli dal fenomeno tipico, una dispersità di A relativamente maggiore del solito, e propriamente tanto maggiore quanto più incompletamente si verifica lo smescolamento. Per deviazioni ancora maggiori dal fenomeno normale (cioè per modificazioni solo leggere del sistema A, B, C, prodotte da piccola quantità di D) si potrà osservare soltanto un aumento di dispersità della fase $A + B$, accompagnato da un intorbidamento suo più o meno notevole, per lo smescolamento più o meno profondo di A da B, che però non procede ulteriormente ¹⁾.

¹⁾ Poichè il grado di dispersità di A in B può assumere, o la forma di un numero più o meno grande di particelle di A sospese in B, o di un rigonfia-

Questa del resto, come risulta da quanto abbiamo detto a p. 283, non è che l'interpretazione di tali fenomeni che si deduce accettando fra le possibili ipotesi fatte sulla causa dei fenomeni mitotici, la terza che è forse la più verosimile, e meglio li sintetizza tutti; ma si deve notare che risultato perfettamente identico, specialmente per ciò che riguarda i cromosomi, si otterrebbe ammettendo una progressiva alterazione chimica della cromatina, per la quale diminuisse la sua capacità di cristallizzazione¹⁾, ovvero se si ammettesse che, ferme restando tutte le altre condizioni del sistema, si aggiungesse a questo ancora un altro componente che ostacolasse la capacità di cristallizzazione della cromatina²⁾. Forse sarebbero anche possibili altre interpretazioni³⁾, benchè alla prima rimanga sempre la superiorità di spiegare in modo semplice

mento più o meno notevole di *A* per effetto di *B*, il fenomeno può prendere due aspetti completamente diversi, cioè quello di un aumento progressivo delle particelle di *A* visibili ovvero quello di una risoluzione della fase $A+B$ in un numero sempre minore di parti. La concomitanza spesso notata di nuclei sotto forma di vescicole plurime o polimorfi con amitosi è in relazione con tale problema. BERTHOLD ('86 p. 175-6), pure concependo l'amitosi come la divisione in due di una massa viscosa divenuta labile, non comprese la possibilità di rapporti fra la cariocinesi e l'amitosi.

1) Analogo è probabilmente il fenomeno, per noi interessante, della progressiva diminuzione di capacità di gelificare di colloidi ai quali si sia fatto subire varie volte questo mutamento (cfr. WOLF, OSTWALD '10 p. 340).

2) Cfr. i numerosi lavori di MARC (spec. '10) su questo argomento, come pure MARCELIN ('09 p. 632-3), FREUNDLICH ('11) e le osservazioni analoghe di LEHMANN (cfr. '06³ p. 607) per i cristalli liquidi e l'influenza di colloidi protettivi nell'impedire l'aggregazione in cristalli microscopici delle particelle di dispersoidi (cfr. ZSIGMONDY '05 p. 170). Analoghi fenomeni avvengono nella cristallizzazione da fusione (cfr. TAMMANN '03 p. 131, 145-8, 153, DOELTER '05 p. 109).

Nel campo dei fenomeni di semplice diminuzione di dispersità dei colloidi cfr. tutte le cause che ostacolano tali mutamenti (cfr. p. es. WOLF, OSTWALD '10 p. 274-284, 344-6, 379, 458).

3) P. es. si potrebbe pensare ad una progressiva diminuzione della quantità totale di *A* (cfr. p. 81), rimanendo *B* costante, ricordando la progressiva diminuzione della differenza di composizione fra le due fasi coesistenti p. es. nella gelificazione della gelatina con la diminuzione della concentrazione di questa nel sistema (HARDY '00 p. 98). Anche la velocità del fenomeno potrebbe avere importanza, poichè è noto che i cristalli che si formano da una soluzione sono tanto più piccoli quanto più rapido è lo smescolamento (cfr. anche P. DELLA VALLE '11² p. 149) e che la grandezza delle goccioline microscopiche che si formano nella gelificazione è inversamente proporzionale alla velocità con la quale si verifica il fenomeno (HARDY '00 p. 98).

anche il comportamento dello sviluppo di superficie della sostanza nucleare nei diversi casi.

Preformazione od epigenesi?

E l'ultima domanda è questa:

Concepita nel modo esposto nelle pagine precedenti, la formazione dei cromosomi deve essere considerata come una preformazione o come un'epigenesi? ¹⁾ Se si dovesse assolutamente dare una risposta, si dovrebbe dire che tale fenomeno non è nè l'una cosa nè l'altra, o per dir meglio è l'una cosa e l'altra.

È preformazione in quanto nel nucleo intercinetico esistono tutti gli elementi dei quali risultano i cromosomi perfetti della meta-fase: è epigenesi in quanto questi elementi non sono ordinati mutuamente in modo da costituire tali formazioni. — In questo caso, come forse in generale per tutti i fenomeni di sviluppo organico, si può dire che l'organizzazione preesistente ha in se stessa il fine da raggiungere, o, per dirla con DRIESCH, l'entelechia. Ciò che potrebbe non significare altro, come sembra indicarci l'analogia p. es. col fenomeno della cristallizzazione, che il sistema di cui si tratta è capace di assumere due equilibrii diversi, di cui uno è più stabile in determinate condizioni, mentre l'altro è più stabile in condizioni diverse.

¹⁾ Cfr. spec. TELLYESNICZKY '07² e P. DELLA VALLE '09 p. 120-121.

Conclusione.

Lo stato attuale della citologia
e gli aderenti all'indirizzo chimico-fisico
della morfologia citologica

Giunti alla fine di questa nostra rivista sintetica, diamo uno sguardo anche alla storia dello sviluppo dell'ordine di idee qui sostenute per l'interpretazione della morfologia della cromatina.

In generale c'è da fare la poco lieta constatazione che la gran massa dei citologi, molto accresciuta in questi ultimi tempi, dei problemi non si occupa quasi. Per molti la descrizione dei bei preparati fissati e colorati ha sostituita la sistematica da dilettanti o l'anatomia descrittiva che essi avrebbero fatta in altre condizioni; e naturalmente di tutti costoro che cercano sempre, prudentemente, di porsi all'ombra di una grande autorità per sottrarsi ad ogni lavoro mentale, è inutile tenere alcun conto. La maggior parte di questi a. a. si bea p. es. a descrivere per una millesima specie i fenomeni di una spermatogenesi identici a quelli già noti per altre 999 specie e gongola nell'affermare di aver trovato su due dozzine di cromosomi dodici coppie di cromosomi di grandezza diversa o un'altra volta un così detto cromosoma accessorio. Loro trastullo poi sono le discussioni teoriche sul meccanismo dell'accoppiamento dei cromosomi e sul vero modo della riduzione cromatica, quelle discussioni che stanno ormai da vent'anni sempre allo stesso punto ed hanno esaurite tutte le possibili ed impossibili combinazioni di divisioni longitudinali e trasversali, accoppiamenti e separazioni, mentre si tratta probabilmente solo di due mitosi solite!

Si solleva e si distacca nettamente fra tutti **BOVERI**, colui che ha dato finora alla citologia il maggior numero di idee e di fatti, che ha organizzata in una dottrina organica e seducente la morfologia della cromatina e l'ha continuamente sostenuta e difesa con sempre nuove osservazioni interessanti, con solidi argomenti e con raro acume di ragionamento. Non si può quindi non deplorare che egli, deviato da una illusione fondamentale vitalistica, non abbia pensato mai alle possibili interpretazioni puramente fisiche dei fenomeni ed abbia quindi contribuito in questo modo all'attuale degradazione della citologia. Poichè **BOVERI** è uno dei pochi

citologi che pensa, non è difficile che non finisca anch'egli per convertirsi all'indirizzo chimico-fisico, indirizzo nel quale è il presente lavoro, e che è del resto semplicemente quello della più stretta obbiettività ¹⁾.

Altrove, in altri campi della citologia, l'indirizzo chimico-fisico oramai predomina. Dopo i lavori di BUTSCHLI, classici anche per la fisica dei colloidi, chi oserebbe più studiare la morfologia del citoplasma in modo diverso da quello chimico-fisico? E la meccanica della mitosi, per quanto ancora brancolante nel buio, non cerca anch'essa di seguire questo stesso indirizzo che domina nei lavori di GALLARDO, di HARTOG, di RHUMBLER, di GIGLIO-TOS, di GIARDINA, di ENRIQUES?

Per la morfologia della cromatina invece, nel 1884, RABL, il primo ideatore della continuità genetica dei cromosomi, credeva di aver il diritto di proclamare ('84 p. 322) addirittura « nicht denkbar » l'idea che i cromosomi sorgessero alla profase in modo analogo ai cristalli. Nonostante le notevoli considerazioni di CARNOY ('85 p. 359-361), la seria analisi di BERTHOLD ('86 p. 46-50, 163. 175 e spec. 193-205), l'intuizione di LEHMANN ('88 II pag. 482 e ss.) che della citologia fece un capitolo della sua fisica molecolare, lo scientifico scetticismo di FISCHER ('99 p. 276) verso le fantasie dominanti ed alcune acute osservazioni di ALBRECHT ('02²) e di GIARDINA ('03 p. 330), pure si dovette giungere fino al 1905 perchè TELLYE-SNIEZKY avesse il coraggio di proclamare che non solo non era impensabile, ma era invece probabile che esistessero analogie fra i cromosomi e i cristalli. Independentemente negli anni seguenti affermazioni simili furono fatte più o meno incidentalmente anche da R. HERTWIG, GROSS, ('06 p. 303-4) ed altri ²⁾. Nessuno ³⁾ però, ha ten-

¹⁾ BOVERI ('04 p. 122-3) ricorda un brano di una lettera di MIESCHER che prevedeva nel 20° secolo una lotta nel campo della costituzione nucleare fra i morfologi ed i biochimici. Giustamente BOVERI osserva che molto lontana ancora è la trasformazione della citologia nucleare in un capitolo della biochimica, data la complessità delle sostanze in presenza; ma la previsione dell'illustre chimico diviene probabilità se ai due termini da lui posti si sostituiscono quelli di indirizzo vitalistico ed indirizzo chimico-fisico.

²⁾ Cfr. anche gli accenni di PRZIBRAM ('06 p. 276; MÜNDEX ('07 p. 679); TISCHLER ('08 p. 132; HÜCKER ('08 p. 350; OES ('08; JÖRGENSEN ('09 p. 325-8) e di alcuni altri. Degna di speciale menzione è l'affermazione di ERDMANN ('08 p. 131, non ulteriormente sviluppata, che i cromosomi siano da considerare come dovuti a mutamenti di una fase.

³⁾ È strano che FICK ('05 e '07) al quale si deve il più violento movi-

tato di analizzare sistematicamente in questa direzione tutta la complessa morfologia della cromatina per vedere quanto in essa fosse realmente effetto delle semplici forze molecolari, prima del mio lavoro del 1909 dove tale indirizzo è chiaramente espresso (cfr. spec. p. 107, 152, 156-7), e della mia nota preliminare al presente lavoro, pubblicata nel 1910¹⁾.

Ciò forse però non poteva avvenire prima di una revisione obbiettiva di alcuni fatti dei quali si era enormemente esagerata la costanza fabbricandovi sopra dei sistemi di ipotesi, quali specialmente la costanza della loro grandezza. Ridotti questi al loro reale valore, non vi dovrebbero essere difficoltà per l'accettazione dell'indirizzo scientifico nello studio della morfologia della cromatina.

Si comprende che la sostituzione di questa nuova concezione a quella individualistica, dovrebbe significare anche cambiamento nell'indirizzo di questa parte degli studi citologici, come qualche indizio già ne danno le ricerche sperimentali p. es. di POPOFF, di ERDMANN e di altri della scuola di R. HERTWIG. Ma, fino a che punto è possibile sperare che le lunghe e pazienti determinazioni, le noiose tabelle ed i risultati sicuri ma poco vistosi, possano sostituire lo sfoggio di una complicata microtecnica, le eleganti questioni bizantine sulla riduzione, le ipotesi sull'eredità e la determinazione del sesso e le eleganti tavole multicolori?

mento di rivolta alle fantasticherie individualistiche dominanti, si sia contentato di una analogia assolutamente estrinseca fra due fenomeni certamente eterogenei, come la formazione dei cromosomi e gli ordinamenti militari e non abbia mai pensato ad una interpretazione fisico-chimica dei fenomeni.

¹⁾ Posteriormente mostrarono tendenza ad accettare quest'ordine di idee REGAUD ('09 p. 414 e ss.), FAURÉ-FRÉMIET ('11¹ p. 201 e ss.), WILSON ('11 p. 105) NEMEC ('10 p. 391-2), MEVES ('11 p. 294-5) ENRIQUES ('11 p. 254-6), e perfino BOVERI ('09 p. 107).

Riassunto

1. - Per lo studio della morfologia della cromatina nucleare l'unico indirizzo obbiettivo è l'indirizzo chimico-fisico.

2. - Il nucleo intercinetico ha tutti i caratteri di una soluzione colloidale più o meno omogenea.

3. - L'aumento di volume profasico del nucleo ha i caratteri dei rigonfiamenti che negli emulsoidi preludono alla soluzione.

4. - Le prime modificazioni endonucleari profasiche hanno tutti i caratteri della comparsa di una nuova fase da un fluido omogeneo preesistente (gelificazione, precipitazione di cristalli da una soluzione etc.). L'analisi delle condizioni nelle quali esse si verificano prova che la comparsa della fase cromosoma, è funzione della scomparsa del nucleo come tale.

5. - Le torsioni profasiche dei cromosomi sono un fenomeno costante, ma non hanno alcuna regolarità. L'esame critico del loro modo di presentarsi prova che esse sono strettamente connesse alle forme che si ottengono allorché particelle viscoso anisotrope (p. es. cristalli fluenti) tendono ad associarsi fra di loro.

6. - Il numero dei cromosomi, come in generale quello delle particelle di una fase dispersa, è costante per determinate condizioni e varia col variare delle condizioni del sistema.

7. - Le differenze di grandezza fra i cromosomi seguono sensibilmente le leggi della variabilità fluttuante, come risulta dalla loro analisi statistica. Questo è del resto il comportamento costante per le particelle di una fase dispersa.

8. - I cromosomi hanno di solito un volume che è funzione del volume del nucleo dal quale hanno origine. Questo fenomeno che si riscontra anche per altre strutture citologiche, si riattacca ai fenomeni di assorbimento dei gel e dei cristalli colloidali.

9. - Lo stato di aggregazione dei cromosomi è probabilmente ai limiti della fluidità, cioè simile a quello dei cristalli fluenti e di molti cristalli di albuminoidi.

10. - La forma dei cromosomi presuppone l'esistenza in essi di una energia di conformazione, analoga a quella esistente nei cristalli fluenti. La loro forma è quasi identica a quella di alcuni cristalli liquidi e specialmente a quella di molti cristalli di albuminoidi.

11. - L'analisi delle forme dei cromosomi dimostra che essi sono in generale identici fra di loro per natura in una data mitosi, e,

come i cristalli, sono anisotropi ed omogenei, cioè non sono organismi.

12. - La colorabilità dei cromosomi è identica alla colorabilità dei gel e dei cristalli colloidali e non ha a che fare con reazioni microchimiche.

13. - La mancanza di osservazioni di anisotropia ottica dei cromosomi non prova nulla contro la loro natura di cristalloidi, data la debolezza e perfino l'assenza di anisotropia ottica, anche per cristalloidi tipici di dimensioni molto maggiori. La loro opacità alla luce ultravioletta è comune a molti albuminoidi e la differenza del loro comportamento sotto questo punto di vista, rispetto al nucleo intercinetico, non è che un caso speciale delle variazioni di colore dei colloidi per variazioni di dispersità.

14. - Le esperienze finora fatte intorno al comportamento dei cromosomi in un campo elettrico non sono ancora sufficienti per potere affermare nulla in proposito, ciò che si comprende date le gravi difficoltà che si oppongono a questo studio.

15. - La sparizione pro- metafasica delle torsioni dei cromosomi è un caso speciale della tendenza alla diminuzione di sviluppo di superficie ed è dovuta anche, come nei casi analoghi per i cristalli fluenti, alla tendenza ad un ordinamento interno determinato.

16. - L'accorciamento pro- metafasico dei cromosomi è anch'esso effetto della tendenza ad una diminuzione di sviluppo di superficie ed è prova di omogeneità del cromosoma. L'anisotropia dell'accorciamento è nuova prova dell'anisotropia dei cromosomi. Lo studio complessivo dell'andamento dell'accorciamento per i singoli cromosomi, dimostra che questo è proporzionale alla lunghezza primitiva, cioè costante per unità di lunghezza. Ciò significa anche che tutti i cromosomi di una mitosi sono identici fra di loro ed omogenei per tutta la loro lunghezza.

17. - La divisione longitudinale dei cromosomi ha tutti i caratteri del clivaggio spontaneo dei cristalli, frequente specialmente nei cristalli di albuminoidi.

18. - La divisione longitudinale, alterando i rapporti fra le varie dimensioni, dovrebbe provocare un ulteriore accorciamento fino a che non si fosse ricostituita la forma tipica di equilibrio. L'osservazione conferma completamente questa deduzione teorica.

19. - Gli strepsinemi non sono di solito che il prodotto della scissione longitudinale di un cromosoma ancora elicoidale, ma non è escluso che qualche volta possano essere indice di una semplice tendenza alla diminuzione di sviluppo di superficie.

20. - Non si può con sicurezza affermare che costantemente le due metà in cui si scinde un cromosoma migrino ai due poli opposti della cellula, ma certamente l'interpretazione di DEHORNE non ha validità generale.

21. - La telofase ha tutti i caratteri della soluzione dei colloidi solidi e dei cristalli di albuminoidi (aumento di volume, diminuzione di nettezza dei contorni, corrosione interna etc.). La scissione longitudinale anafasica o esiste, ed è assolutamente identica a quella metafasica, o è una semplice illusione. Eliche telofasiche regolari non esistono e quelle che si vedono sono identiche a fenomeni simili che si osservano nel rigonfiamento e soluzione di filamenti colloidali.

22. - I fenomeni telofasici sono fenomeni di vera soluzione colloidale. Continuità genetica fra cromosomi di mitosi successive più o meno perfetta sono concepibili solo come effetto di soluzioni incomplete, in modo che i residui possano agire come nuclei di condensazione. Tuttavia questi fatti, di cui esistono esempi eziandio per sistemi non organizzati, sono molto improbabili nel massimo numero dei casi, specialmente quando il periodo intercinetico è lungo.

23. - Il ciclo mitotico è probabilmente causato da mutamenti citoplasmatici. Il limite di accrescimento della cromatina da una mitosi alla successiva è forse un effetto di equilibrio chimico.

24. - L'uniformità del ciclo mitotico negli organismi dimostra con certezza che si tratta di condizioni di equilibrio relativamente semplici. Le variazioni inverse di dispersità del nucleo e della cromatina, inducono a credere che per il ciclo mitotico si deve trattare di un sistema almeno quaternario.

25. - La brevità relativa dei fenomeni mitotici rispetto al ciclo complessivo è prova che fenomeni chimici debbono avere un'azione prevalentemente liberatrice. Quale sia però il loro modo di azione è ancora impossibile affermare scientificamente.

Dunque tutti i fenomeni presentati dai cromosomi: il loro modo di origine, le loro differenze di grandezza, il loro stato di aggregazione, la loro forma, la loro struttura, la loro colorabilità, i loro caratteri ottici, le loro variazioni di forma, la loro divisione longitudinale ed i fenomeni che a questa susseguono, il modo della loro progressiva scomparsa, dimostrano che i cromosomi sono dei cristalloidi.

Bibliografia

1910. A g g a z z o t t i, A. — Ricerche ultramicroscopiche sui globuli rossi di *Spelerpes fuscus*: *Zeit. Allg. Phys.* 11 Bd. p. 248, *Taf.* 17, 18.
19021. A l l b r e c h t, E. — Experimentelle Untersuchungen über Kernmembranen: *Festschrift für Böllinger* p. 117, *Taf.* 3-10 e A-D.
19022. — — Physikalische Fragen der Zellpathologie: II Teil: Der physikalische Bau des Zellkerns in normalen und pathologischen Zuständen: *Erg. Allg. Path. u. path. Anat.* 7 Bd. p. 783.
1893. A l t m a n n, R. — Ueber Kernstruktur und Kerntechnik: *Verh. Anat. Ges.* 7. Vers. p. 50.
1891. A m b r o n n, H. — Ueber das Verhalten doppelbrechender Gelatineplatten gegen Magnetismus und Electricität: *Ber. Sächs. Akad. Wiss.* p. 394.
1902. A n d r e w s, F. M. — Die Wirkung der Centrifugalkraft auf Pflanzen: *Jahrb. Wiss. Bot.* 38 Bd. p. 1, *Taf.* 1. 5 fig.
- 1896-1904. A p a t h y, S. — Die Mikrotechnik der thierischen Morphologie: *Braunschweig, Braun*, 600 p.
1902. — — M. Heidenhain's und meine Auffassung der contractilen und leitenden Substanz und über die Grenzen der Sichtbarkeit: *Anat. Anz.* 21 Bd. p. 61.
1887. A r n o l d, J. — Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressive und regressive Metamorphosen: *Arch. mikr. Anat.* 30 Bd. p. 205, *Taf.* 12-16.
1909. A r r h e n i u s, S. — Versuche über Fällungen von Eiweisskörpern und Agglutination von Erythrocyten: *Meddel. K. Vetensk. Nobelinst.* 1 Bd. N. 13.
1911. A r t o m, C. — Analisi comparativa della sostanza cromatica nelle mitosi di maturazione e nelle prime mitosi di segmentazione dell'uovo dell'*Artemia* sessuata di Cagliari (*univalens*) e dell'uovo dell'*Artemia* partenogenetica di Capodistria (*bivalens*): *Arch. Zellforsch.* 7 Bd. p. 277, *Taf.* 25-7.
1900. B a l l o w i t z, E. — Stab- und fadenförmige Krystalloide in Linsenepithel: *Arch. Anat. Phys. Anat. Abth.* 1900. p. 253, *Taf.* 41.
1909. B a l t z e r, F. — Ueber die Beziehung zwischen dem Chromatin und der Entwicklung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenblastarden: *Arch. Zellforsch.* 5 Bd. p. 497, *Taf.* 25-29. 19 fig.
1904. B a u m g a r t n e r, W. — Some new evidences for the individuality of the chromosomes: *Biol. Bull. Vol.* 8, p. 1. *Plt.* 1-3.
1907. B e e c h o l d, H. — Die Gallertfiltration: *Koll. Zeitschr.* 2 Bd. p. 3 e 33.

1886. Becquerel, H. — Sur les variations des spectres d'absorption et des spectres d'émission par phosphorescence d'un même corps: *C. R. Acad. Sciences, Paris, Tome 102 p. 106.*
1902. Benda, C. — Die Mitochondria: *Anat. Hefte, 2. Abth. 12 Bd. p. 743, 1 Taf.*
1905. Benini, R. — Principii di Statistica metodologica: *Bibl. d. Econom. Torino, Vol. 18, 353 p.*
1886. Berthold, G. — Studien über Protoplasmamechanik: *Leipzig, 332 p. 7 Taf.*
1912. Beth e, A. — Zellgestalt, Plateausche Flüssigkeitsfigur und Neurofibrille: *Anat. Anz. 40 Bd. p. 209.*
1898. Biedermann, W. — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung I.: *Pflüger's Arch. 72 Bd. p. 105, Taf. 2-3.*
1903. Billitzer, J. — Eine Theorie der Kolloide und Suspensionen: *Zeit. Physik. Chem. 45 Bd. p. 307.*
1904. Biltz, W. — Gahl, W. — Ultramikroskopische Beobachtungen: *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen. p. 300.*
1883. Bizzozzero, G. — Torre, A. — Sulla produzione dei globuli rossi nelle varie classi dei vertebrati: *Atti Acc. Lincei (3) Vol. 18, p. 421, 1 Tav.*
1887. Bizzozzero, G. e Vassale, G. — Sulla produzione e sulla rigenerazione fisiologica degli elementi ghiandolari: *Arch. Sc. Med. Vol. 11, p. 195, 1 Tav.*
1908. Bonnevie, K. — Chromosomenstudien I: *Arch. Zellforsch. 1 Bd. p. 450, Taf. 11-15. 2 fig.*
1909. — — Chromosomenstudien II: Heterotypische Mitose als Reifungscharakter: *Arch. Zellforsch. 2 Bd. p. 201, Taf. 13-19, 23 fig.*
1909. Borgert, A. — Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speciell von *Aulacantha scolymantha*. II. Theil. *Arch. Protistenk. 14 Bd. p. 134, Taf. 11-17, 21 fig.*
1910. — — Kern- und Zelltheilung bei marinen *Ceratium*-Arten: *Arch. Protistenk. 20 Bd. p. 1, Taf. 1-3.*
1909. Boring, A. M. — 1. On the Effect of Different Temperatures on the Size of the Nuclei in the Embryo of *Ascaris megalocephala* etc: *Arch. Entwicklungsmech. 28 Bd. p. 118, Taf. 4, 5.*
1909. — — 2. A small chromosome in *Ascaris megalocephala*: *Arch. Zellforsch. 4 Bd. p. 120, Taf. 10.*
1906. Bottazzi, F. — Principii di Fisiologia: *Milano, Soc. Ed. Libr. 507 p.*
1910. — — 1. Sul trasporto elettrico del glicogeno (e dell'amido): *Rend. Acc. Lincei. Vol. 18, p. 87.*
1909. — — 2. Trasporto elettrico e scomposizione elettrolitica del clorofornio: *Rend. Acc. Lincei. Vol. 18, p. 133.*

1910. Bottazzi, E. -- Victorow, C. — Sulle proprietà colloidali, e particolarmente sul trasporto elettrico dell'amido: *Rend. Acc. Lincei*, Vol. 19, p. 7.
1903. Boveri, M. — Ueber Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung, *Jena. Zeit. Naturw.* 37 Bd. p. 401, Taf. 21-23.
1888. Boveri, Th. — Zellenstudien II: *Jena. Zeit.* 22 Bd. p. 685. Taf. 19-23.
1895. — — Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies: *Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg*, 29 Bd. p. 1, 1 fig.
1899. — — Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse: *Festschrift für Kupffer*, p. 383, Taf. 40-45, 6 fig.
1901. — — Merogonie und Ephebogenesis, neue Namen für eine alte Sache: *Anat. Anz.* 19 Bd. p. 156.
1902. — — Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns: *Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg* (2) 35 Bd. p. 67.
1904. — — Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns: *Jena, Fischer*, 130 p. 75, fig.
1907. — — Zellenstudien VI. Die Entwicklung dispermer Seeigel Eier *Jena, Zeit.* 43 Bd. p. 1 Taf. 1-10, 73 fig.
1909. — — Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität: *Arch. Zellforsch.* 3 Bd. p. 181, Taf. 7-11, 7 fig.
1910. — — Die Potenzen der *Ascaris*-Blastomeren bei abgeänderter Furchung: *Festschr. R. Hertwig*, 3 Bd. p. 131, Taf. 11-16, 24 fig.
1910. Brachet, A. — La polyspermie expérimentale comme moyen d'analyse de la fécondation: *Arch. Entwicklungsmech.* 30 Bd. p. 261, 9 fig.
1884. Brass, A. — Die Organisation der thierischen Zelle: *Halle, Strien*, 179 p. 8 Taf.
1898. Buscalioni, L. — Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale: *Ann. Ist. Bot. Roma*, Vol. 7. p. 255, Tav. 14-21.
1875. Bütschli, O. — Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien: *Abh. Senckenb. Naturf. Ges.* 10 Bd. p. 213, 15 Taf.
1892. — — Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma: Versuche und Beobachtungen zur Lösung der Frage nach den physikalischen Bedingungen der Lebenserscheinungen: *Leipzig.* 234 p. 23 fig. 6 Taf. *Separatatlus von 19 Mikrophotographien.*
1894. — — Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphaerokristallen und die Struktur von Cel-

- lulose- und Chitinmembranen: *Verh. Naturf. Med. Ges. Heidelberg*, 5 Bd. p. 230, 3 Taf.
1895. B ü t s c h l i, O. — Ueber Strukturen künstlicher und natürlichen quellbarer Substanzen: *Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg*, 5 Bd. p. 360.
1898. — — Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen welche ausserhalb des Organismus entstehen: *Leipzig*, 411 p., 27 Taf. 99 fig.
1900. — — Untersuchungen über Mikrostruktur künstlicher und natürlicher Kieselsäuregallerten: *Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg*, 6 Bd. p. 287, Taf. 5-7.
1885. C a r n o y, J. B. — La Cytodiérèse chez les Arthropodes: *La Cellule*, Tome I, p. 189, 8 Plc.
- 1897-1900. C a r n o y, J. B. — L e b r u n, H. — La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens: *La Cellule*, Tome 12, p. 189, Plc. 1-5; Tome 14, p. 109, 4 Plc.; Tome 17, p. 201, 7 Plc.
1901. C a r p e n t e r, W. B. — The Microscope and its Revelations, 8 Ed.: *London, Churchill*, 1181 p., 22 Plt. 817 fig.
1905. C e r r u t i, A. — Sulle « risoluzioni nucleolari » nella vescicola germinativa degli oociti di alcuni vertebrati: *Anat. Anz.* 26 Bd. p. 613, 16 fig.
1906. — — Sull'evoluzione dell'uovo ovarico nei Selacii: *Atti Acc. Sc. Napoli*, Vol. 13, N. 3, 88 p. 7 Tav.
1908. — — Contribuzioni per lo studio dell'organo di B I D D E R nei bufonidi: *Rend. Acc. Sc. Fis. Mat. Napoli* (3) Vol. 14, p. 20, 5 fig.
1890. C h u n, C. — Ueber die Bedeutung der direkten Kernteilung: *Sitz. Ber. Phys. Oekon. Ges. Königsberg* 31 Bd. p. 16.
1905. C o e n, A. — B a r r a t, W. — Ueber Galvanotaxis vom Standpunkte der physikalischen Chemie: *Zeit. allg. Physiol.* 5 Bd. p. 1.
1910. C o n k l i n, E. G. — Experimental Studies on nuclear and Cell-Division: *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* Vol. 4, p. 31.
1912. — — Cell-Size and Nuclear Size: *Journ. Exp. Z.* Vol. 12, p. 1, 37 fig.
1911. C o t r o n e i, G. — La fascia vitellogena dell'oocite in crescita di *Anatodon rosacea* (LAMARK): *Arch. Z. Ital.* Vol. 5, p. 41, Tav. 8.
1906. C o t t o n, A. — M o u t o n, H. — Les Ultramicroscopes et les objets ultramicroscopiques: *Paris, Masson*.
1909. C o u r m o n t, J. — N o g i e r, Th. — Sur la faible pénétration des rayons ultra-violet à travers des liquides contenant des substances colloïdales: *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 149, p. 364.
1901. C z e r m a k, N. — Die Mitochondrien des Forelleneies: *Anat. Anz.* 20 Bd. p. 158, 1 fig.

1904. Davenport, C. B. — Statistical methods with special reference to biological variation: *New York, Wiley*, 223 p.
1891. Deckhuyzen, M. C. — *Verh. Anat. Ges.* 5 Vers. p. 111.
1911. Dehorne, A. — Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* LAUR. et chez *Allium cepa* L.: *Arch. Zellforsch.* 6 Bd. p. 613, Taf. 25-26, 2 fig.
1895. Delage, Y. — La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité: *Paris, Reinwald*, 878 p.
1908. — — La parthénogenèse expérimentale par les charges électriques: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 147*, p. 553.
1907. Della Valle, P. — Osservazioni di tetradi in cellule somatiche: *Atti Acc. Sc. Napoli, Vol. 13, N. 13*, 39 p. 1 Tav. 13 fig.
1909. — — L'organizzazione della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi: *Arch. Z. Ital. Vol. 4*, p. 1, Tav. 1.
1910. — — Le analogie fisico-chimiche della formazione e della dissoluzione dei cromosomi: (*Rend. Convegno Napoli U. Z. I.*) *Monit. Z. Ital. Vol. 20*, p. 265.
1911. — — 1. La soluzione del nucleo nel citoplasma negli eritrociti delle larve di *Salamandra maculosa*: *Bull. Soc. Nat. Napoli, Vol. 25*, p. 1. Tav. 1.
1911. — — 2. La continuità delle forme di divisione nucleare ed il valore morfologico dei cromosomi: *Arch. Z. Ital. Vol. 5*, p. 119. Tav. 9-10, 1 fig.
1901. De Sinéty, R. — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes: *La Cellule, Tome 19*, p. 117, 5 Pl.
1906. De Vries, H. — Arten und Varietäten: *Berlin, Bornträger* 530 p. 53 fig.
1905. Doelter, C. — Physikalisch-chemische Mineralogie: *Leipzig, Barth* 272 p. 66 fig.
1910. — — Ueber die Umwandlung amorpher Körper in krystallinische: *Koll. Zeit.* 7 Bd. p. 29 e 86.
1901. Donnan, F. G. — Versuch einer Theorie der kolloidalen Auflösung: *Zeit. Physik. Chem.* 37 Bd. p. 735, 2 fig.
1903. — — The Theory of Capillarity and Colloidal Solutions: *Zeit. Physik. Chem.* 46 Bd. p. 197, 2 fig.
1905. Downing, E. R. — The spermatogenesis of *Hydra*: *Z. Jahrb. Morph. Abth.* 21 Bd. p. 379. Taf. 22-24.
1907. Dreyer, G. — Hanssen, O. — Sur la coagulation des albumines par l'action de la lumière ultra-violette et du radium: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 145*, p. 234.
1902. Driesch, H. — Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie: *Anat. Hefte*, 2 Abth. 11 Bd. p. 784.

1906. Driesch, H. — Studien zur Entwicklungsphysiologie der Bilateralität: *Arch. Entwicklungsmech.* 21 Bd. p. 756, 14 fig.
1909. — — Die Entwicklungsphysiologie 1905-1908: *Anat. Hefte*, 2 Abth. 17 Bd. p. 1.
1876. Duclaux, E. — Sur la séparation des liquides mélangés: *Ann. Chim. Phys.* Vol. 7. p. 264.
1910. Duclaux, M. — Extension aux colloïdes de la notion de solubilité: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 148*, p. 295.
1908. Duesberg, J. — Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbelthiere und Wirbellosen: *Arch. Mikr. Anat.* 71 Bd. p. 284, Taf. 24.
1910. — — Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet, et leur rôle dans la genèse des myofibrilles: *Arch. Zellforsch.* 4 Bd. p. 602, Taf. 28-30, 10 fig.
1911. — — Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales: *Arch. Zellforsch.* 6 Bd. p. 40, Taf. 3-4, 10 fig.
1882. Ebner, V. von. — Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen: *Leipzig, Engelmann* 243 p. 8 fig.
1901. — — Über Eiweisskrystalle in den Eiern des Rehes: *Wien. Akad. Anz.* 3. Abth. 110 Bd. p. 5, 2 fig.
1906. Engelmann, Th. W. — Zur Theorie der Contractilität: I. Contractilität und Doppelbrechungsvermögen: *Sitzungsb. Akad. Berlin* p. 694.
1905. Enriques, P. — Il numero dei cromosomi nelle varie specie animali e le cause della sua variabilità: *Arch. Fisiol.* Vol. 2, p. 258.
1911. — — La teoria cellulare: *Bologna, Zanichelli*, 492 p. 52 fig.
1908. Erdmann, Rh. — Experimentelle Untersuchung über die Massenverhältnisse von Plasma, Kern, und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigellei: *Arch. Zellforsch.* 2 Bd. p. 76, 6 fig.
1910. — — Kern- und Protoplasmawachstum in ihren Beziehungen zu einander: *Anat. Hefte*, 2 Abth. 18 Bd. p. 844.
1910. Erhard, H. — Ueber den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der Chironomuslarve: *Arch. Mikr. Anat.* 76 Bd. p. 114, Taf. 5, 1 fig.
1896. Erlanger, R. von — Ueber den feineren Bau der Epithelzellen der Kiemenplättchen der Salamanderlarve und ihre Theilung: *Z. Anz.* 19 Bd. p. 401.
1890. Errera, L. — L'aimant agit-il sur le noyau en division?: *C. R. Soc. Bot. Belgique, Tome 29*, p. 17.
1910. Fanto, R. — Stritar, M. J. — Schüttlemulsionen: *Journ. Prakt. Chem.* 81 Bd. p. 564.

1910. Farmer, J. B. -- Digby, L. — On the Cytological Features exhibited by certain Varietal and Hybrid Ferns: *Ann. Bot. Vol. 24, p. 191, Plt. 16-18.*
1909. Fauré-Frémiet, E. — La structure physicochimique du macronucleus des infusories ciliés: *Bull. Soc. Z. Fr. Tome 34, p. 55. 1 fig.*
1910. — — 1. Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles: *Arch. Anat. Micr. Tome 11, p. 457, Plc. 19-22. 57 fig.*
1910. — — 2. Étude physico-chimique sur la structure de noyau du type granuleux: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 150, p. 1355.*
1911. — — 1. Appareil nucléaire, chromidies, mitochondries: *Arch. Protistenk. 21 Bd. p. 186, 23 fig.*
1911. — — 2. Production expérimentale de « Trichites » chez le *Didinium*: *C. R. Soc. Biol. Tome 71, p. 146.*
1905. Fick, R. — Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduction und Vererbung: *Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. Suppl. p. 179.*
1907. — — Vererbungsfragen, Reductions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln: *Anat. Hefte, 2 Abth. 16 Bd. p. 1.*
1899. Fischer, A. — Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas: *Jena, Fischer, 362 p. 21 fig. 1 Taf.*
1886. Fischer, E. — Das Drehungsgesetz bei dem Wachstum der Organismen: *Strassburg, 115 p. 40 fig.*
1905. Fischer, H. — Über die kolloidale Natur der Stärkekörner und ihr Verhalten gegen Farbstoffe: *Beih. Bot. Centralbl. 18 Bd. p. 409.*
1910. Fischer, M. H. — Das Oedem: *Dresden, Steinkopff, 223 p. 51 fig.*
1878. Flemming, W. — Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen I: *Arch. Mikr. Anat. 16 Bd. p. 302, Taf. 15-18.*
1880. — — Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung: *Arch. Mikr. Anat. 18 Bd. p. 347.*
1882. — — Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung: *Leipzig, Vogel 424 p. 8 Taf. 24 fig.*
1887. — — Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle: I. Die Kerntheilung bei den Spermatocyten von *Salamandra maculosa*: *Arch. Mikr. Anat. 29 Bd. p. 389, Taf. 23-26.*
1891. — — Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle III.: *Arch. Mikr. Anat. 37 Bd. p. 685, Taf. 38-40.*
1892. — — Ueber Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen: *Anat. Anz. 7 Bd. p. 758.*
1910. Fock, A. — Ueber die Struktur und die Symmetrie der Krystalle: *Zeit. Krystall. 18 Bd. p. 158.*

1905. Foot, K. -- Strobell, E. C. — Prophases and metaphase of the first maturation spindle of *Allothophora foelida*: *Amer. Journ. Anat.* Vol. 4, p. 199, 9 Plt.
1904. Forster, E. — Die Kontraktion der glatten Muskelzellen und der Herzmuskelzellen: *Anat. Anz.* 25 Bd. p. 338, 12 fig.
19101. Freundlich, H. — Kapillarchemie: *Leipzig, Akad. Verlagges.* 591 p. 75 fig.
19102. — — Die Bedeutung der Adsorption bei der Fällung der Suspensionskolloide: *Zeit. Physik. Chem.* 73 Bd. p. 385, 5 fig.
1911. — — Ueber die Verminderung der Kristallisationsgeschwindigkeit durch den Zusatz von Fremdstoffen: *Zeit. Physik. Chem.* 75 Bd. p. 245.
1909. Freundlich, H. -- Neumann, W. — Ueber die Adsorption von Farbstoffen: *Zeit. Physik. Chem.* 67 Bd. p. 538.
1911. Friedel, G. -- Grandjean, F. — Structure des liquides à coniques focales: *C. R. Acad. Sc. Paris.* Tome 152, p. 322.
1901. Friedländer, J. — Ueber merkwürdige Erscheinungen in der Umgebung des kritischen Punktes teilweise mischbarer Flüssigkeiten: *Zeit. Physik. Chem.* 38 Bd. p. 385, 11 fig.
1906. Gaidukow, N. — 1. Ueber Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach SIEDENTOPF: *Ber. Bot. Ges.* 24 Bd. p. 107.
1906. — — 2. Ueber die ultramikroskopische Eigenschaften des Protoplasten: *Ber. Bot. Ges.* 24 Bd. p. 192, 2 fig.
1906. — — 3. Ultramikroskopische Untersuchungen der Stärkekörner. Zellmembranen und Protoplasten: *Ber. Bot. Ges.* 24 Bd. p. 581.
1896. Galeotti, G. — Ueber die experimentelle Erzeugung von Unregelmässigkeiten des karyokinetischen Processes: *Ziegler Beitr.* 20 Bd. p. 192, Taf. 5-6.
1901. — — Sulle proprietà osmotiche delle cellule: *Riv. Sc. Biol.* Vol. 2, p. 875, Tav. 4, 5.
1908. Galeotti, G. -- Giampalmo, G. — Ueber die Löslichkeitsverhältnisse des Zeins in verschiedenen Lösungsmitteln: *Koll. Zeit.* 3 Bd. p. 118.
1894. Galeotti, G. -- Levi, G. — Beitrag zur Kenntnis der Regeneration der quergestreiften Muskelfasern: *Ziegler Beitr.* 14 Bd. p. 272, Taf. 14.
1907. Galton, Fr. — Grades and Deviates: *Biometrika*, Vol. 5, p. 400.
1885. Gardiner, W. — On the Phenomena accompanying Stimulation of the Gland-Cells in the Tentacles of *Drosera dichotoma*: *Proc. Roy. Soc. London*, Vol. 39, p. 229.
1903. Garrett, H. — The Viscosity and Composition of some Colloidal Solutions: *Phil. Mag.* (6) Vol. 6, p. 374.

- 1906 Gassner, G. — Der Galvanotropismus der Wurzeln: *Bot. Zeit.* 64 *Bd.* p. 119, 2 *Taf.*
1907. — — Zur Frage der Elektrokultur: *Ber. Bot. Ges.* 24 *Bd.* p. 26.
1908. Gatin-Gruzevska-Mayer, A. -- Schaeffer, G. — Sur la structure ultramicroscopique des empois d'amidon et de leurs constituants: *C. R. Soc. Biol. Paris*, Tome 64, p. 599.
1908. Gaubert, P. — Sur les édifices cristallins hélicoïdaux de la cholestérine: *Bull. Mus. Hist. Natur. Paris* 1908, p. 413, 1 *fig.*
1911. — — Sur les édifices hélicoïdaux: *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 153, p. 683.
- * 1910. Gertler, W. — Handbuch der Metallographie.
1902. Giardina, A. — Note sul meccanismo della fecondazione e della divisione cellulare, studiato principalmente in uova di echini, I. Sulla divisione cellulare: *Anat. Anz.* 21 *Bd.* p. 561
1903. — — Intorno ai cangiamenti di forma e di posizione del nucleo cellulare: *Anat. Anz.* 22 *Bd.* p. 329.
1905. — — Sulla presenza di cristalli di sostanze proteiche negli oociti di *Scutigera* e di *Tegenaria*: *Monit. Zool. Ital.* Vol. 16, p. 202, 4 *fig.*
- 1875-8. Gibbs, W. — On the Equilibrium of Heterogeneous Substances: *Trans. Connecticut Acad.* Vol. 3, p. 108 e 343. V. pure: GIBBS W. Scientific Papers, London. Longmans, Green, & Co. 1906. Vol. 1. p. 55-353.
1907. Giglioli, L. -- Quartaroli, A. — Della probabile azione enzimatica nel promuovere accumulazione di acqua e pressioni osmotiche nei tessuti vegetali: *Rend. Acc. Lincei* (5) Vol. 16, p. 586.
1899. Giglio-Tos, E. — Un'interpretazione dell'assimilazione e della riproduzione: *Boll. Mus. Z. Anat. Comp. Torino*, Vol. 14, N. 353, 7 p.
1908. Giglio-Tos, E. -- Granata, L. — I mitocondri nelle cellule seminali maschili di *Pamphagus marmoratus* (BURM): *Biologica* Vol. 2, 115 p. *Tav.* 2, 28 *fig.*
1892. Gilson, G. — On the Affinity of Nuclein for Iron and other Substances: *Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc.* p. 778.
1901. Gladstone, I. H. -- Hibbert, W. — Transitional Forms between Colloids and Crystalloids: *Rep. Brit. Ass. Adv. Sc.* 1901, p. 604.
1901. Godlewski, E. — Ueber die Entwicklung des quergestreiften muskulösen Gewebes: *Bull. Internat. Acad. Sc. Cracovie*, p. 146, *Taf.* 4.
1909. — — Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet: *Leipzig*, 301 p. 67 *fig.*

1902. Goldschmidt, R. — Untersuchungen über Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung bei *Polystomum integerrimum* Rup.: *Zeit. Wiss. Z.* 71 Bd. p. 397, Taf. 22-24.
1904. — — Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen: *Z. Jahrb.* 21 Bd. p. 41, Taf. 3-8, 16 fig.
1906. Grawitz, E. -- Grüneberg, ... — Die Zellen des menschlichen Blutes im ultravioletten Licht: *Leipzig, Thieme*, 12 p. 1 Taf.
1899. Grégoire, V. — Les cinèses polliniques chez les Liliacées: *La Cellule*, Tome 46, p. 235, 2 Plc.
1905. — — Les résultats acquis sur les cinèses de maturation. I.: *La Cellule*, Tome 22, p. 219, 147 fig.
1906. — — L'élément chromosomique dans les cellules végétales: *La Cellule*, Tome 23, p. 309, 2 Plc.
1908. — — Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité mendélienne: *Ann. Soc. Z. Malac. Belgique*, Vol. 42, p. 267. 4 fig.
1910. — — Les cinèses de maturation dans les deux règnes. II: *La Cellule*, Tome 26, p. 223, 145 fig.
1904. Grégoire, V. -- Wygaerts, A. — La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques: *La Cellule*, Tome 21, p. 1, 2 Plc.
1909. Gregory, R. P. — Note on the Histology of the Giant and Ordinary Forms of *Primula sinensis*: *Proc. Cambridge Phil. Soc.* Vol. 15, p. 239, Plt. 10.
1904. Gross, J. — Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus*: *Z. Jahrb. Morph. Abth.* 20 Bd. p. 439, Taf. 31-32, 3 fig.
1906. — — Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus* L.: *Z. Jahrb. Morph. Abth.* 23 Bd. p. 269, Taf. 19-20, 4 fig.
1912. — — Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insecten: *Z. Jahrb. Allg. Abth.* 23 Bd. p. 99.
1904. Garwitsch, A. — Morphologie und Biologie der Zelle: *Jena, Fischer*, 437 p. 239 fig.
1907. Gutherz, S. — Zur Kenntnis der Heterochromosomen: *Arch. Mikr. Anat.* 69 Bd. p. 491, 12 fig.
1899. Häcker, V. — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre: *Jena, Fischer*, 260 p. 137 fig.
1907. — — Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger: *Ergeb. Fortschr. Z.* 1 Bd. p. 1, 43 fig.
1908. — — Ueber die lebende Substanz: *Jahreshefte Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg* 64 Bd. p. 346.
1909. — — 1. Ueber die Chromosomenbildung der Aulacanthiden: *Z. Anz.* 34 Bd. p. 35, 6 fig.
1909. — — 2. Tiefsee-Radiolarien: *Wiss. Erg. Tiefsee Exp.* 14 Bd. 706 p. 87 Taf. 225 fig.

1888. Halliburton, W. D. — On the Haemoglobin Crystals of Rodents' Blood.: *Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. 28, p. 181.
1904. Hamburger, H. J. — Osmotischer Druck und Ionenlehre in den medicinischen Wissenschaften: *Wiesbaden, Bergmann*.
1893. Hansemann, D. von. — Studien über Specificität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen: *Berlin, Hirschwald*, 96 p. 13 Taf. 2 fig.
1899. Hardy, W. B. — On the Structure of Cell Protoplasm: *Journ. Phys.* Vol. 24, p. 158 Plt. 3.
1900. — — On the Mechanism of Gelation in Reversible Colloidal Systems: *Proc. Roy. Soc.* Vol. 66, p. 95.
1905. — — Colloidal Solution. The Globulins: *Journ. Physiol.* Vol. 33, p. 252.
1899. Heidenhain, M. — Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen: *Anat. Anz.* 16 Bd. p. 97, 15 fig.
1904. — — Ueber die Oberflächenkräfte als Ursache der sogenannte Geldrollenform der roten Blutkörperchen und verwandter Erscheinungen: *Folia haematologica* 1 Bd. p. 461.
1907. — — 1. Einiges über die Chromosomen: *Verh. Anat. Ges.* 21 Bd. p. 231.
- 1907-1911. — — 2. Plasma und Zelle: *Jena, Fischer*, 1110 p. 395 fig.
1892. Henking, H. — Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten III.: *Zeit. Wiss. Z.* 54 Bd. p. 1, Taf. 1-12, 12 fig.
1896. Henneguy, F. — Leçons sur la cellule: *Paris, Carré*, 541 p. 362 fig.
1902. Herrera, A. L. — Sur les mouvements et la structure de l'albumine combinée avec l'acide phosphorique anhydre: *Bull. Soc. Z. France, Tome 27*, p. 158
1905. Hertel, E. — Ueber die Einwirkung von Lichtstrahlen auf den Zelltheilungsprozess: *Zeit. Allg. Physiol.* 4 Bd. p. 535, 8 fig.
1909. Hertwig, O. — Allgemeine Biologie; 3. Aufl.: *Jena, Fischer*, 728 p. 435 fig.
1911. Hertwig, P. — Durch Radiumbestrahlung hervorgerufene Veränderungen in den Kernteilungsfiguren der Eier von *Ascaris megalocephala*: *Arch. Mikr. Anat.* 77 Bd. 2. Abth. p. 301, Taf. 13.
1910. Herweden, M. A. van — Ueber die Kernstruktur in den Speicheldrüsen der Chironomus-Larve: *Anat. Anz.* 36 Bd. p. 193, 1 Taf.
1897. His, W. — Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier: *Arch. Anat. Phys. Anat. Abth.* p. 1, 32 fig.
1906. Höber, R. — Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 2. Aufl.: *Leipzig, Engelmann*, 460 p. 38 fig.

1889. Hofmeister, F. — Über die Darstellung von krystallisiertem Eieralbumin und die Krystallisierbarkeit kolloider Stoffe: *Zeit. Phys. Chem.* 11 Bd. p. 165.
1901. Hullet, G. A. — Beziehungen zwischen Oberflächenspannung und Löslichkeit: *Zeit. Physik. Chem.* 37 Bd. p. 385.
1897. Huye, L. — Changes in the Cell-organs of *Drosera*, produced by Feeding with Egg-albumen: *Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. 39, p. 2, Plt. 23-24.
1903. Janssens, F. -- Doumez, R. -- L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez *Batrachoseps attenuatus* et *Pleodon cinereus*: *La Cellule*, Tome 20, p. 419, 5 Plc.
1909. Jenkinson, J. W. — Experimental Embryology: *Oxford, Clarendon*, 341 p. 167 fig.
1902. Jolly, J. — 1. Sur la durée de la division indirecte: *C. R. Soc. Biol. Paris*, Tome 54, p. 1338.
1902. — — 2. Influence de la chaleur sur la durée de la division cellulaire: *C. R. Soc. Biol. Paris*, Tome 54, pag. 1396.
1903. — — Influence du froid sur la durée de la division cellulaire: *C. R. Soc. Biol. Paris*, Tome 55, p. 193.
1904. — — Recherches expérimentales sur la division indirecte des globules rouges: *Arch. Anat. Micr.* Tome 6, p. 455, Plc. 17-20, 45 fig.
1909. — — Sur quelques points de la morphologie du sang étudiés par l'observation de la circulation dans l'aile de la chauve-souris: *Arch. Anat. Micr.* Tome 11, p. 94, 10 fig.
1909. Jørgensen, M. — Untersuchungen über die Eibildung von *Nephelis vulgaris*: *Arch. Zellforsch.* 2 Bd. p. 279, Taf. 20-23, 4 fig.
1910. Katz, J. R. — Untersuchungen über die Analogie zwischen Quellen und Mischen. II. Quellbare Krystalle und Mischkrystalle: *Akad. Wetensch. Amsterdam Wisk. en Natk. Afd.* 19 Bd. p. 649, 781.
1902. Kingsbury, B. F. — The Spermatogenesis of *Desmognathus fusca*: *Amer. Journ. Anat.* Vol. 1, p. 99, 1 Plt.
1905. Köhler, A. — Mikrophotographische Untersuchungen mit ultravioletttem Licht: *Zeit. Wiss. Mikr.* 21 Bd. p. 129, 273, Taf. 1-6.
1908. — — Swingles Einstellverfahren für die Mikrophotographie mit ultravioletten Licht: *Zeit. Wiss. Mikr.* 24. Bd. p. 360, 1 fig.
1903. Kollé, W. — Cholera asiatica: in *Handb. Pathog. Mikroorg.* 3 Bd. p. 1; *Jena. Fischer*.
1858. Kolliker, A. — Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, *Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg*, 8 Bd. p. 1, Taf. 1-3.

1908. Koltzoff, N. — Studien über die Gestalt der Zelle. 2. Untersuchungen über das Kopfskelett des thierischen Spermiums: *Arch. Zellforsch.* 2 Bd. p. 1. 18 figg. Taf. 1-5.
1911. Krüger, P. — Beiträge zur Kenntnis der Oogenese bei Harpactiden, nebst biologische Beobachtungen: *Arch. Zellforsch.* 6 Bd. p. 165. Taf. 7-9. 1 fig.
1909. Knulla, R. — Ein Fall von kristallähnlicher Anordnung staubar-tiger fester Teilchen: *Zeitschr. Physik. Chem.* 66 Bd. p. 126. 11 fig.
1910. Küster, E. — Ueber die Verschmelzung nackter Protoplasten: *Ber. Bot. Ges.* 27 Bd. p. 589.
1907. Laibach, F. — Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich: *Beih. Bot. Centr.* 22 Bd. p. 191. Taf. 8.
1884. Ladowski, M. — Mikroskopische Untersuchungen einiger Lebensvorgänge des Blutes: *Virchow Arch.* 96 Bd. p. 60, Taf. 4-7.
1903. Léger, L.--Dubosq, O. — La reproduction sexuée chez *Pterocephalus*: *Arch. Z. Expér. Notes et Revue* (4) Tome 1, p. 141, 11 fig.
1888. Lehmann, O. — Molekularphysik: *Leipzig, Engelmann* 1 Bd. 851 p. 5 Taf. 375 fig.
1894. — — Ueber künstliche Färbung von Krystallen und amorphen Körpern: *Ann. Physik.* 51 Bd. p. 47, 11 fig.
1895. — — Ueber das Zusammenfließen und Ausheilen fließend-weicher Krystalle: *Zeit. Physik. Chem.* 18 Bd. p. 91, 2 fig.
1903. — — Plastische, fließende und flüssige Krystalle; erzwungene und spontane Homöotropie derselben: *Ann. Physik* (4) 12 Bd. p. 311.
1906. — — 1. Fließend-kristallinische Trichiten, deren Kraftwirkung und Bewegungserscheinungen: *Ann. Physik* (4) 19 Bd. p. 22, 52 fig.
1906. — — 2. Homöotropie und Zwillingsbildung bei fließend-weichen Kristallen: *Ann. Physik* (4) 19 Bd. p. 407, 39 fig.
1906. — — 3. Fließende Kristalle und Organismen: *Arch. Entwicklungs-mech.* 21 Bd. p. 596. Taf. 8, 5 fig.
1906. — — 4. Die Gestaltungskraft fließender Kristalle: *Physik. Zeit.* 7. Bd. p. 222.
1907. — — Die scheinbar lebenden Kristalle: *Esslingen, Schreiber*, 68 p. 109 fig.
1908. — — Scheinbar lebende Kristalle. Pseudopodien, Cilien und Muskeln: *Biol. Centralbl.* 28 Bd. p. 481, 513.
1904. Leick, A. — Ueber künstliche Doppelbrechung und Elastizität von Gelatineplatten: *Ann. Physik* (4) 14. Bd. p. 139.

1889. Leonard, P. — Wolf, M. — Zerstäuben der Körper durch das ultraviolette Licht: *Ann. Physik.* 37 Bd. p. 443.
1911. Lepkowski, W. von. — Kritische Erscheinungen in Lösungen unter dem Kardioid-Ultramikroskop: *Zeit. Physik. Chem.* 75 Bd. p. 608.
1911. Levi, G. — Sulla presunta partecipazione dei condriosomi alla differenziazione cellulare: *Arch. Ital. Anat. Embr.* Vol. 10, p. 168. *Taf. 14-16.*
1908. Levites, S. J. — Beiträge zur Kenntnis des Gelatinierungsvorganges: *Koll. Zeit.* 2 Bd. p. 161 e 208.
1911. Lewitsky, G. — Ueber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen: *Ber. Bot. Ges.* 28 Bd. p. 538, *Taf. 17.*
1910. Liesegang, R. E. — Formung von Gelen durch Krystalle: *Koll. Zeit.* 7 Bd. p. 96.
1903. Lillie, R. S. — On differences in the direction of the electrical convection of certain free cells and nuclei: *Amer. Jour. Phys.* Vol. 8, p. 273.
1905. — — On the conditions determining the disposition of the chromatic filaments und chromosomes in mitosis: *Biol. Bull.* Vol. 8, p. 193, 5 fig.
1909. — — The general biological significance of changes in the permeability of the surface layer or plasma-membrane of living cells: *Biol. Bull.* Vol. 17, p. 188.
1911. — — The Physiology of Cell-Division IV: *Journ. Morph.* Vol. 22, p. 695, 3 fig.
1897. List, Th. — Ueber die Entwicklung von Proteinkrystalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden: *Anat. Anz.* 14. Bd. p. 185, 4 fig.
1909. Loyez, M. — Les premiers stades de la vitellogénèse chez quelques tuniciers: *C. R. Ass. Anat.* 11 Réun. p. 189. 6 fig.
1885. Löwit, M. — Ueber Neubildung und Zerfall weisser Blutkörperchen: *Sitzungsb. Akad. Wien.* 3 Abth. 92 Bd. p. 22, 4 *Taf. 1 fig.*
1896. Lubarsch, O. — Ueber das Vorkommen krystallinischer und krystalloider Bildungen in den Zellen des menschlichen Hodens: *Virchow Arch.* 145 Bd. p. 316, *Taf. 6 fig. 1-3.*
1910. Ludegard, H. — Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen: *Jahrb. Wiss. Bot.* 48 Bd. p. 285, *Taf. 6-8, 5 fig.*
1891. Macallum, A. B. — On the Demonstration of the Presence of Iron in Chromatin by Microchemical Methods: *Proc. R. Soc.* Vol. 50, p. 277.
1895. — — On the distribution of Assimilated Iron Compounds, other than Hämoglobin and Hämatins in animal and vegetable Cells: *Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. 38, p. 175, *Pl. 10-12.*

1908. Macallum, A. B. — Die Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biologischen Forschung: *Ergeb. Physiol.* 7 Bd. p. 552.
1908. Mackinnon, D. -- Vlès, F. — On the optical Properties of contractile Organs: *Journ. R. Micr. Soc.* p. 553.
1876. Maggi, L. — La mielina nella diffidenza degli infusorii: *Rend. Ist. Lomb. Sc. Lett.* Vol. 9, p. 508.
1906. Maltanx, M. -- Massart, J. — Sur les excitants de la division cellulaire: *Recueil Inst. Bot. Bruxelles*, Tome 6, p. 369, 5 Taf.
1910. Mare, R. — Über die Kristallisation aus wässerigen Lösungen: *Zeit. Physik. Chem.* 73 Bd. p. 685, 4 fig.
1909. Mare, R. -- Wenk, W. — Ueber die Kristallisation aus wässerigen Lösungen: *Zeit. Physik. Chem.* 68 Bd. p. 104.
1909. Marcelin, R. — Observations sur la cristallisation spontanée: *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 148, p. 631.
1906. Marcus, H. — Ueber die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern: *Arch. Entwicklungsmech.* 22 Bd. p. 445, 5 fig.
1907. — — Ueber den Aggregatzustand der Kernmembran: *Sitzungsb. Ges. Morph. Phys. München*, 23 Bd. p. 61, 2 fig.
1905. Martins Mano, Th. — Nucléole et chromosomes dans le système radicaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*: *La Cellule*, Tome 22, p. 55, 4 Plc.
1910. Maugin, C. — Liquides biréfringents à structure hélicoïdale: *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 151, p. 1141.
1894. Maurer, F. — Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbelthieren: *Morph. Jahrb.* 21 Bd. p. 473, Taf. 13-16.
1906. Mayer, A. — Recherches sur les complexes colloïdaux d'albuminoïdes. IV. Les complexes nucléine-albumine et acide nucléinique-albumine. Les nucléoprotéïdes et les nucléïnes sont des complexes colloïdaux: *C. R. Soc. Biol. Paris*, Tome 61, p. 236.
1908. Mayer, A. -- Schaeffer, G. — Sur la structure des Gels. Application à l'étude de la constitution du Protoplasme animal et des liquides de l'organisme: *C. R. Soc. Biol.* Tome 64, p. 681.
1907. Mayer, A. -- Schaeffer, G. -- Terroine, E. — Influence de la réaction du milieu sur la grandeur des granules colloïdaux: *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 145, p. 948.
1911. Maziariski, S. — Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandules filières des larves de Lépidoptères: *Arch. Zellforsch.* 6 Bd. p. 397, Taf. 22-23.
1908. McClellon, J. F. — The Segmentation of Eggs of *Asterias forbesii* deprived of Chromatin: *Arch. Entw. Mech.* 26 Bd. p. 662, 4 fig.

1910. Mc Clendon, J. F. — On the Dynamics of Cell Division: *Arch. Entwicklungsmech.* 31 Bd. p. 80, Taf. 3.
1909. Mc Gill, C. — The effect of contraction on the volume of the smooth muscle nucleus: *Anal. Record Philadelphia*, Vol. 3. p. 633.
1909. Mc Lewis, C. — Grösse und elektrische Ladung der Oelteilchen in Oelwasseremulsion: *Koll. Zeit.* 4 Bd. p. 211.
1909. — — Die Oberflächenspannung kolloider und emulsoider Partikel und ihre Abhängigkeit von der Grenzfläche der letzteren: *Koll. Zeit.* 5 Bd. p. 91.
1908. Meigs, E. B. — The Structure of the Element of the cross-striated Muscle: *Zeit. Allg. Phys.* 8 Bd. p. 81, Taf. 1-3, 6 fig.
1909. Menz, W. — Ueber Zustandsänderungen der Gelatinelösungen (Bestimmung ihrer Goldzahlen und ultramikroskopische Beobachtungen): *Zeit. Physik. Chem.* 66 Bd. p. 129, 4 fig.
1905. Metcalf, W. von. — Ueber feste Peptonhäutchen auf einer Wasseroberfläche und die Ursache ihrer Entstehung: *Zeit. Physik. Chem.* 52 Bd. p. 1, 4 fig.
1891. Meves, Fr. — Ueber eine Metamorphose der Attraktionsphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*: *Arch. Mikr. Anat.* 44 Bd. p. 119, Taf. 7-11.
1899. — — Ueber den Einfluss der Zelltheilung auf den Secretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve: *Festschr. Kupffer*, p. 57, Taf. 7.
1905. — — Ueber die Wirkung von Ammoniakdämpfen auf die roten Blutkörperchen von Amphibien: *Anat. Anz.* 27 Bd. p. 177, 7 fig.
1907. — — Die Spermatocyten theilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion: *Arch. Mikr. Anat.* 70 Bd. p. 111, Taf. 22-26, 5 fig.
1908. — — 1. Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen!: *Arch. Zellforsch.* 1 Bd. p. 612, 1 fig.
1908. — — 2. Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien an Hühnerembryo: *Arch. Mikr. Anat.* 72 Bd. p. 816, Taf. 39-42.
1910. — — Chromosomenlängen bei *Salamandra*: *Arch. Mikr. Anat.* 2. Abth. 77 Bd. p. 273, Taf. 11-12.
1905. Michaelis, L. — Ultramikroskopische Untersuchungen: *Virchow Arch.* 179 Bd. p. 195, Taf. 6.
1909. — — Ueber den Mechanismus der Agglutination: *Koll. Zeit.* 4 Bd. p. 55.
1895. Michael, A. — Zur Kenntnis der Gubler'schen Serumalbumin-Krystalle: *Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg.* 29 Bd. p. 117, 1 Taf.

1890. Mikosch, C. — Ueber ein neues Vorkommen von geformter Eiweiss: *Ber. Bot. Ges.* 8 Bd. p. 33, Taf. 3.
1901. Moenkhaus, W. J. — The development of the hybrids between *Fundulus heteroclitus* and *Menidia notata* with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin: *Amer. Journ. Anat.* Vol. 3, p. 29, 33 fig.
1885. Molisch, H. — Ueber merkwürdig geformte Proteinkörper in den Zweigen von *Epiphyllum*: *Ber. Bot. Ges.* 3 Bd. p. 195, Taf. 13.
1899. — — Ueber Zellkerne besonderer Art: *Bot. Zeitung*, 57 Bd. p. 177, Taf. 6.
1905. Montgomery, Th. — The Spermatogenesis of *Syrphula* and *Lycosa* with general considerations on chromosome reduction and the heterochromosomes: *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, Vol. 57, p. 162, Plt. 9-10.
1906. — — Chromosomes in the Spermatogenesis of the hemiptera heteroptera: *Trans. Amer. Phil. Soc.* Vol. 21, p. 97. Plt. 9-13.
1908. — — On Morphological Difference of the Chromosomes of *Ascaris megalocephala*: *Arch. Zellforsch.* 2 Bd. p. 66, Taf. 6-7.
1910. — — On the Dimegalous Sperm and chromosomal Variation of *Euschistus*, with Reference to chromosomal Continuity: *Arch. Zellforsch.* 5 Bd. p. 120, Taf. 9-10, 1 fig.
1911. — — Differentiation of Human Cells of Sertoli: *Biol. Bull.* Vol. 21 p. 367, 5 Plt.
1906. Moore, J. — Arnold, G. — On the Existence of Permanent Forms among the Chromosomes of the First Meiotic Division in certain animals: *Proc. Roy. Soc.* Vol. 77, p. 563, Plt. 24-25.
1909. Moreau, R. — Sur la spermatogénèse chez le Macaque: *C. R. Soc. Biol.* Tome 67, p. 369.
1909. Moroff, Th. — Oogenetische Studien 1. Copepoden: *Arch. Zellforsch.* 2 Bd. p. 432, Taf. 34-36, 11 fig.
1896. Mottier, D. — Beiträge zur Kenntnis der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen: *Jahrb. Wiss. Bot.* 30 Bd. p. 169, Taf. 3-5.
1899. — — The Effect of Centrifugal Force upon the Cell: *Ann. Bot.* Vol. 13, p. 325, Plt. 18.
1842. Müller, Joh. — Ueber den glatten Hai von Aristoteles: *Akad. Wiss. Berlin*, 1840, 73 p. 6 Taf.
1904. Münch, K. — Die sogenannte Querstreifung der Muskelfaser, der optische Ausdruck ihrer spiraliger anisotropen Durchwindung: *Arch. Mikr. Anat.* 62 Bd. p. 55, Taf. 4, 20 fig.
1907. Münden, M. — Der Chtonoblast in seinen Beziehungen zur Entwicklungsmechanik: *Arch. Entwicklungsmech.* 24 Bd. p. 677.

1891. Muthmann, W. — Beiträge zur Volumtheorie der Krystallisirte Körper: *Zeit. Krystallogr.* 22 Bd. p. 497-551, 8 fig.
1899. Nelson, E. M. — On the Structure of the Nodules in Pleurosigmae; *Quckett Journ* (2) Vol. 7. p. 162, Plt. 10.
1910. Nemeec, B. — Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen: *Berlin, Bornträger*, 532 p. 5 Taf. 119 fig.
1909. Nernst, W. — Theoretische Chemie: *Stuttgart, Enke*, 794 p. 50 fig.
1910. Nicolosi-Roncati, E. — Formazioni mitocondriali negli elementi sessuali maschili dell' *Helleborus foetidus* L.: *Rend. Acc. Sc. Fis. Mat. Napoli*, Vol. 16. p. 409, 1 Tav.
1908. Oes, A. — Ueber die Autolyse der Mitosen: *Bot. Zeitung*, 66 Bd. 1. 89, Taf. 5.
1910. — — Neue Mittheilungen über enzymatische Chromatolyse: *Zeitschr. Bot.* 2 Bd. p. 39, 6 fig.
1908. Oettinger, R. — Zur Kenntniss der Spermatogenese bei den Myriopoden: *Z. Anz.* 33 Bd. p. 164, 3 fig.
- 1896-1902. Ostwald, Wilh. — Lehrbuch der allgemeinen Chemie: II, 2, 1: *Leipzig, Engelmann*, 1188 p. 389 fig.
1910. Ostwald, Wolf. — Grundriss der Kolloidchemie: *Dresden, Steinkopff*, 525 p.
1892. Paladino, G. — Di una disposizione particolare a gomitolo del cilindrasse nei centri nervosi: *Anal. Anz.* 7. Bd. p. 77, 3 fig.
1911. Paravano, N. — Sirovich, G. — I fenomeni di cristallizzazione nei sistemi ternarii: *Mem. Accad. Lincei* (5) Vol. 8, p. 528, 26 fig.
1906. Pauli, W. — Untersuchungen über physikalische Zustandsänderungen der Kolloide. V. Die elektrische Ladung von Eiweiss: *Beitr. Chem. Physiol. Path.* 7 Bd. p. 531.
1910. Pawlow, P. — Ueber die Bildung, das Gleichgewicht und die Veränderungen des Kristalles im isothermen Medium: *Zeit. Physik. Chem.* 72 Bd. p. 385.
1909. Pentimalli, E. — Influenza della corrente elettrica sulla dinamica del processo cariocinetico: *Arch. Entwicklungsmech.* 28 Bd. p. 260, Taf. 11, 1 fig.
1879. Peremeschko, P. — Ueber die Theilung der thierischen Zellen: *Arch. Mikr. Anat.* 16 Bd. p. 437, Taf. 19.
1881. — — Zur Frage über die Theilung des Zellkernes: *Biol. Centr.* 1 Bd. p. 52.
1909. Perrin, J. — Le mouvement brownien de rotation: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 119*, p. 519.
1875. Pfaunder, L. — Ueber die ungleiche Löslichkeit der verschiedenen Flächen eines und desselben Krystalls und den Zusammen-

hang dieser Erscheinung mit allgemeinen naturwissenschaftlichen Principien: *Sitzungsb. Akad. Wien 2 Abth.* 72 Bd. p. 61.

1897-1904. Pfeffer, W. — Pflanzenphysiologie. II. Aufl., Leipzig, Engelmann.

1892. Pfeiffer, H. — Ueber Lösungen von begrenzter Mischbarkeit: *Zeit. Physik. Chem.* 9 Bd. p. 444.

1909. Pierantoni, U. — Struttura, biologia e sistematica di *Anoplophya paranaidisi* n. sp.: *Arch. Protistenk.* 16 Bd. p. 81, Taf. 5, 6.

1898. Pirotta, R. — Busealioni, L. — Sulla presenza di elementi vascolari multinucleati nelle Dioscoreacee: *Ann. Ist. Bot. Roma*, Vol. 7, p. 237, Tav. 10-13.

1908. Popoff, M. — Experimentelle Zellstudien: *Arch. Zellforsch.* 1 Bd. p. 245, 18 fig.

1906. Prandtl, H. — Die Conjugation von *Didinium nasutum* O. F. M.: *Arch. Protistenk.* 7 Bd. p. 229, Taf. 9-10, 12 fig.

1897. Prénant, A. — Notes cytologiques. I. Cristalloïdes dans la glandule thymique du Caméléon: *Arch. Anat. Micr. Tome I*, p. 82, Plc. 5.

1904. Prokázek, S. — Die Entwicklung von *Herpetomonas*, einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten: *Arch. Reichsgesundheitsamt*, 20 Bd. p. 440, 7 fig.

1879. Prudden, J. M. — Beobachtungen am lebenden Knorpel: *Virchow Arch.* 75 Bd. p. 185, Taf. 4.

1904. Przibran, H. — Formregulationen verletzter Krystalle: *Zeit. Krystallogr.* 39 Bd. p. 576, 9 fig.

1906. — — Krystall-Analogien zur Entwicklungsmechanik der Organismen: *Arch. Entwicklungsmech.* 22 Bd. p. 207.

1894. Quincke, G. — Ueber freiwillige Bildung von hohlen Blasen, Schaum und Myelinformen durch ölsäure Alkalien und verwandte Erscheinungen, besonders des Protoplasmas: *Ann. Physik.* 53. Bd. p. 593.

1898. — — Ueber die Bewegung und Anordnung kleiner Teilchen welche in Flüssigkeit schweben: *Verh. Ges. Deutsch. Naturf. Aerzte* p. 26.

1901. — — Ueber die Klärung trüber Lösungen: *Ann. Physik (4)* 7 Bd. p. 57.

1902. — — 1. Ueber unsichtbare Flüssigkeitsschichten und die Oberflächenspannung flüssiger Niederschläge bei Niederschlagsmembranen, Zellen, Colloiden und Gallerten: *Ann. Physik (4)* 7 Bd. p. 631 e 701.

1902. — — 2. Die Oberflächenspannung an der Grenze von Alkohol mit wässrigen Salzlösungen. Bildung von Zellen, Sphärokrystallen und Krystallen: *Ann. Physik. (4)* 9 Bd. p. 1.

1902. Quincke, G. — 3. Die Oberflächenspannung an der Grenze wässriger Colloidlösungen von verschiedener Concentration: *Ann. d. Physik (4) 9 Bd.* p. 793 e 969.
1903. — — 1. idem: *Ann. Physik (4) 10 Bd.* p. 478, 673.
1903. — — 2. Oberflächenspannung und Zellenbildung beim Leimtanatlösungen: *Ann. Physik (4) 11 Bd.* p. 54.
1903. — — 3. Niederschlagsmembranen und Zellen in Gallerten oder Lösungen von Leim, Eiweiss und Stärke: *Ann. Physik (4) 11 Bd.* p. 449.
1906. — — The Transition from the Liquid to the Solid State and the Foam-Structure of Matter: *Proc. R. Soc. (A) Vol. 78,* p. 60.
1885. Rabl, C. — Ueber Zelltheilung: *Morph. Jahrb. 10 Bd.* p. 244, Taf. 7-13, 5 fig.
1906. — — Ueber « organbildende Substanzen » und ihre Bedeutung für die Vererbung: *Leipzig, Engelmann,* 80 p.
- 1858 Radlkofer, L. — Ueber die wahre Natur der Dotterplättchen: *Zeit. Wiss. Z. 9 Bd.* p. 529.
1898. Raffaele, F. — Osservazioni intorno al sincizio perilecítico delle uova dei Teleostei: *Boll. Soc. Natur. Napoli, Vol. 12,* p. 33, Tav. 2.
1903. Ramsden, W. — Separation of Solids in the Surface-Layers of Solutions and « Suspensions »: *Proc. R. Soc. London, Vol. 72,* p. 156.
1909. Raumann, H. — Der Einfluss der Temperatur auf das Grössenverhältnis des Protoplasmakörpers zum Kern: *Arch. Zellforsch. 3 Bd.* p. 44, 1 fig.
1909. Regaud, Cl. — Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères: *Arch. Anat. Micr. Tome 11,* p. 291, Plc. 12-15, 36 fig.
1903. Reichert, E. T. — Quick Methods for crystallizing oxyhaemoglobin: inhibitory and accelerator phenomena, changes in the form of crystallization: *Amer. Journ. Physiol. Vol. 9,* p. 97.
1909. Reichert, E. T. — Brown, A. P. — The crystallography of Haemoglobins: *Carnegie Inst. Washington, N. 116,* 338 p. 100 Plt.
1849. Reichert, K. E. — Beobachtungen über eine eiweissartige Substanz in Krystallform: *Arch. Anat. Physiol. 1849,* p. 197, Taf. 2, fig 6.
1896. Reinke, F. — Beiträge zur Histologie des Menschen: *Arch. Mikr. Anat. 47 Bd.* p. 34, Taf. 5.
1899. — — Ueber den mitotischen Druck. Untersuchungen an den Zellen der Blutcapillaren der Salamanderlarve: *Arch. Entwicklungsmech. 9 Bd.* p. 321, Taf. 11, 1 fig.
1892. Retgers, J. W. — Beiträge zur Kenntnis des Isomorphismus. V.-XIII. Ueber den Einfluss fremder Substanzen in der Lösung auf

- die Form, die Reinheit und die Grösse der ausgeschiedenen Krystalle: *Zeit. Physik. Chem.* 9 Bd. p. 267, 2 fig.
1891. Retgers, J. W. — Beiträge zur Kenntnis des Isomorphismus. IX. XXII. Ueber den Zusammenhang zwischen chemischer und Krystallographischer Einfachheit: *Zeit. Physik. Chem.* 11 Bd. p. 1.
1895. — — Zur Definition des Begriffes « Krystall »: *Neues Jahrb. Mineral.* 2 Abth. p. 167.
1881. Retzius, G. — Biologische Untersuchungen. II. Studien über Zelltheilung: *Stockholm*.
1910. — — Ueber den Bau des Eies der Echinodermen im unbefruchteten und befruchteten Zustand: *Biol. Unters. N. F. Vol.* 15, 51 p. 13. Taf.
1903. Rhode, E. — Untersuchungen über den Bau der Zelle. 1. Kern und Kernkörper: *Zeit. Wiss. Z.* 71 Bd. p. 497, Taf. 32-40.
1893. Rhumbler, L. — Ueber Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen): *Zeit. Wiss. Z.* 56 Bd. p. 328. Taf. 18.
1894. — — Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden: *Zeit. Wiss. Z.* 57 Bd. p. 433. Taf. 21-25.
1898. — — Allgemeine Zellmechanik: *Anat. Hefte*, 2 Abth. 8 Bd. p. 543.
1902. — — Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes: *Zeit. Allg. Physiol.* 1 Bd. p. 279. 2 Bd. p. 183, 111 fig. 1 Taf.
1903. Richards, Th. W. — The inclusion and occlusion of solvent by crystals: *Zeit. Physik. Chem.* 46 Bd. p. 189.
1901. Richards, T. W. -- Archibald, E. H. — A Study of Growing Crystals by instantaneous Photography: *Phil. Mag.* Vol. 2, p. 488. Pl. 7-9.
1894. Riecke, E. — Zur Lehre von der Quellung: *Ann. Physik.* 53 Bd. p. 564.
1899. Rodewald, H. -- Kattrein, A. — Ueber die Herstellung von Stärkelösungen und Rückbildung von Stärkekörnern aus den Lösungen: *Sitzungsb. Akad. Berlin*, p. 628.
1909. Rolla, L. — Contributo alla teoria delle soluzioni colloidali: *Rend. Acc. Lincei*, Vol. 17, p. 650.
1908. Romkes, P. C. — Die Permeabilität der Leberzellen für Zucker: *Biochem. Zeitschr.* 11 Bd. p. 254.
1901. Roozeboom, B. — Die heterogenen Gleichgewichte vom Standpunkte der Phasenlehre: *Braunschweig*, 2 Bd.
1902. Rosa, D. — Il cloragogo tipico degli Oligocheti: *Atti Acc. Torino*, Vol. 52, p. 119, 1 Tav.

1909. Rosenberg, O. — 1. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* < *rotundifolia*: *Svenska Vetensk. Handlingar* 43 Bd. 61 p. 1 Taf. 33 fig.
1909. — — 2. Ueber den Bau des Ruhekerns: *Svensk. Bot. Tidskrift*, 3 Bd. p. 163, Taf. 5.
1907. Rosenhauch, M. E. — Sur le développement embryonnaire de la cellule mucipare: *Bull. Int. Ac. Sc. Cracovie*, 1907, pag. 529, Plc. 16-18.
1898. Rothmund, V. — Die gegenseitliche Löslichkeit von Flüssigkeiten und der kritische Lösungspunkt: *Zeit. Physik. Chem.* 26 Bd. p. 433.
1907. — — Löslichkeit und Löslichkeitbeeinflussung: *Bredt's Handbuch Physik. Chem.* N. 7, Leipzig.
1895. Roux, W. — Gesammelte Abhandlungen: *Leipzig, Engelmann*, 2 Bd.
1896. — — Ueber die Selbstordnung (cytotaxis) sich « beruhrender » Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentremung und Zellengleiten: *Arch. Entwicklungsmech.* 3 Bd. p. 381, Taf. 24-22, 27 fig.
1897. — — Für unser Programm und seine Verwirklichung: *Arch. Entwicklungsmech.* 5 Bd. p. 1 e 219.
1899. Rücker, J. — Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier: *Festschrift Kupffer Jena*, p. 581, Taf. 52-59, 7 fig.
1898. Rudnew, W. — Einige Thatsachen zur Frage über die genetische Beziehung zwischen Amitose und Mitose: *Physiol. Russe, Tome 1*, p. 129, 16 fig.
1907. Ruzicka, V. — Structur und Plasma: *Anat. Hefte*, 2 Abth. 16 Bd. p. 452, 1 Taf. 57 fig.
1876. Sachs, J. — Ueber Emulsions-Figuren und Gruppierung der Schwärmsporen in Wasser: *Flora*, V. pure: *Ges. Abh. Leipzig, Engelmann*, 1892, 1 Bd. p. 145.
1898. Samassa, P. — Ueber die Einwirkung von Gasen auf die Proto-plasmaströmung und Zellteilung von *Tradescantia*, sowie auf die Embryonalentwicklung von *Rana* und *Ascaris*: *Verh. Nat. Mediz. Ver. Heidelberg* (2) 6 Bd. p. 1.
1912. Samec, M. — Studien über Pflanzenkolloide. I. Die Lösungsquelle der Stärke: *Kolloidchem. Beihefte* 3 Bd. p. 123.
1910. Sansonow, N. — Ueber die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körner Altmanns: *Arch. Mikr. Anat.* 75 Bd. p. 635, Taf. 25.
1896. Sargant, E. — The Formation of the Sexual Nuclei of *Lilium martagon*. I. Oogenesis: *Ann. Bot. Vol. 10*, p. 445, Plt. 22-23.

1904. Schaudinn, Fr. — Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete: *Arb. Reichsgesundheitsamt* 20 Bd. p. 387, 20 fig.
1905. Schenck, R. — Kristallinische Flüssigkeiten und flüssige Kristalle: *Leipzig, Engelmann*. 159 p. 86 fig.
1909. Schiller, J. — Ueber künstliche Erzeugung « primitiver » Kerntheilungsformen bei *Cyclops*: *Arch. Entwicklungsmech.* 27 Bd. p. 560, 62 fig.
1881. Schimper, A. F. — Ueber die Krystallisation der eiweissartigen Substanzen: *Zeit. Krystall.* 5 Bd. p. 131.
1905. Schlater, G. — Zur Frage der sogenannten « Spiralwindung der Muskelzellenkerne »: *Anat. Anz.* 27 Bd. p. 337, 5 fig.
1879. Schleicher, W. — Nouvelles communications sur la cellule cartilagineuse vivante: *Bull. Acad. Belgique* (2) Tome 47, p. 811.
1879. — — Knorpelzelltheilung. Ein Beitrag zur Lehre der Theilung von Gewebszellen: *Arch. Mikr. Anat.* 16 Bd. p. 248, Taf. 12-14. 1 fig.
1910. Schneider, K. C. — Histologische Mittheilungen. III. Chromosomengenes: *Festschrift R. Hertwig*. 1 Bd. p. 213, Taf. 14-16.
1909. Schockaert, A. — Nouvelles recherches comparatives sur la texture et le développement du myocarde chez les vertébrés: *Arch. Biol.* Tome 24, p. 277, Taf. 8-10.
1907. Schreiner, A. -- K. E. — Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen, II: *Arch. Biol.* 22 Bd. p. 419, Taf. 23-26.
1906. Schrötter, H. von — Beitrag zur Mikrophotographie mit ultraviolettem Lichte nach KÖHLER: *Virchow Arch.* 183 Bd. p. 343, Taf. 9-11.
1906. Schuberg, A. -- Kunze, W. — Ueber eine Coccidienart aus den Hoden von *Nephelis vulgaris* (*Herpobdella atomaria*), *Orcheobius herpobdellae*, nov. gen. nov. spec.: *Verh. Z. Ges.* 16 Vers. p. 233, 14 fig.
1908. Schultz, E. — Über umkehrbare Entwicklungsprocesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung: *Leipzig*, 48 p.
1865. Schultze, M. — Ein heizbarer Objekttrisch und seine Verwendung bei Untersuchungen des Blutes: *Arch. Mikr. Anat.* 1 Bd. p. 1, Taf. 1-2.
1901. Schulz, F. N. — Kristallisation von Eiweissstoffen und ihre Bedeutung für die Eiweisschemie: *Jena, Fischer*, 13 p.
1909. Schulze, J. — Über die Einwirkung der Lichtstrahlen von 280 mμ Wellenlänge auf Pflanzenzelle: *Beih. Bot. Centralbl.* 25 Bd. p. 30, Taf. 1-2. 1 fig.

1903. Schuster, E. H. J. — Variation in *Eupagurus prideauxi* HELLER: *Biometrika*, Vol. 2 p. 191.
1887. Schwarz, F. — Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas: *Cohn's Beitr.* 5 Bd. 244 p. 8 Taf.
1898. Silvestri, F. — Ricerche sulla fecondazione di un animale a spermatozoi immobili: *Ric. Lab. Anat. Roma*, Vol. 6, p. 255, *Tav.* 11-12.
1907. Smolouchowski, M. — Théorie cinétique de l'opalescence des gaz à l'état critique et des certains phénomènes corrélatifs: *Bull. Int. Acad. Sc. Cracovie*, 1907, p. 1057.
1883. Soret, J. L. — Sur l'absorption des rayons ultraviolets par les substances albuminoïdes: *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 97, p. 642.
1904. Spiro, K. — Die Fällung von Kolloiden: *Beitr. chem. Physiol.* 4 Bd. p. 300.
1912. Stendel, H. — Ueber den Bau der Nucleinsäure aus der Thymusdrüse: *Zeit. Phys. Chem.* 77 Bd. p. 497.
1909. Stevens, N. M. — The Effect of Ultra-Violet Light upon the Developing Eggs of *Ascaris megalocephala*: *Arch. Entwicklungsmech.* 27 Bd. p. 622, *Taf.* 19-21.
1911. Stomps, Th. — Kernteilung und Synapsis bei *Spinacia oleracea*: *Biol. Centr.* 31 Bd. p. 258, *Taf.* 1-3, 3 fig.
1887. Strasburger, E. — Das botanische Practicum. 2. Aufl.: *Jena, Fischer*, 36 e 685 p. 193 fig.
1905. — — Typische und allotypische Kernteilungen: *Ergebnisse und Erörterungen: Jahrb. Wiss. Bot.* 12 Bd. p. 1. *Taf.* 1.
1901. Strong, R. M. — A quantitative Study of variation in the smaller north-american shrikes: *Amer. Nat.* Vol. 35, p. 271.
1906. Stschelkanowzew, J. — Die Entwicklung von *Cunina proboscidea* Metsch.: *Mitt. Z. Stat. Neapel*, 17 Bd. p. 433, *Taf.* 29-30.
1902. Sutton, W. S. — On the morphology of the Chromosome group in *Brachystola magna*: *Biol. Bull.* Vol. 1, p. 24, 11 fig.
1907. Svedberg, The — Studien zur Lehre von den kolloiden Lösungen: *Nor. Act. Soc. Sc. Upsala (1)* Vol. 2, N. 1, 160 p. 3 *Taf.*
1909. — — Ueber einen neuen Beweis für die körperliche Existenz der Moleküle. III: *Zeit. Physik. Chem.* 67 Bd. p. 249.
1898. Tammann, G. — Ueber die Abhängigkeit der Zahl der Kerne, welche sich in verschiedenen unterkühlten Flüssigkeiten bilden, von der Temperatur: *Zeit. Physik. Chem.* 25 Bd. p. 441, 4 fig.
1903. Tammann, G. — Kristallisieren und Schmelzen. Ein Beitrag zur Lehre der Aenderungen des Aggregatzustandes: *Leipzig, Barth*, 348 p. 88 fig.

1911. T a m m a n n, G. — Zur Molekulargewichtsbestimmung krystallisierter Stoffe: *Ber. Chem. Ges.* 44 Bd. p. 3618.
1887. T a n g l, . — Ueber das Verhältnis zwischen Zellkörper und Kern während der mitotischen Theilung: *Arch. Mikr. Anat.* 30 Bd. p. 529. *Taf.* 31.
1902. T e l l y e s n i e z k y, K. v o n. — Zur Kritik der Kernstrukturen: *Arch. Mikr. Anat.* 60 Bd. p. 1.
1905. — — Ruhekerne und Mitose: *Arch. Mikr. Anat.* 66 Bd. p. 367. *Taf.* 24-28.
1907. — — 1. Ist die Entstehung der Chromosomen bei der Mitose eine Evolution oder eine Epigenese?: *Verh. Anat. Ges.* 21 Bd. p. 233.
1907. — — 2. Die Entstehung der Chromosomen; Evolution oder Epigenese?: *Berlin und Wien, Urban & Schwarzenberg*, 47 p. 22 fig.
1866. T h o m a s, R. — Further Remarks on Crystallisation: *Quart. Journ. Micr. Sc.* (2) Vol. 6, p. 177, 5 fig.
1908. T i s c h l e r, G. — Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen: *Arch. Zellforsch.* 1 Bd. p. 33, 120 fig.
1910. T r a u b e - M e n g a r i n i, M. — S c a l a, A. — La solubilità dei metalli nell'acqua distillata: *Atti Soc. Ital. Progr. Sc.* Vol. 4, 17 p.
1904. U h l i k, M. — Ueber den Heteromorphismus des Pferdsbluthämoglobins: *Pflügers Arch.* 104 Bd. p. 64, *Taf.* 1. fig. 1.
1854. V a l e n c i e n n e s, A. — F r é m y, — Recherches sur la composition des oeufs dans la série des animaux: *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 38, pag. 469, 525, 570.
1885. V a n B a m b e c k e, C h. — État actuel des nos connaissances sur la structure du noyau cellulaire à l'état de repos: *Ann. Soc. Med. Gand*, 84 p.
1887. — — Des déformations artificielles du noyau: *Arch. Biol.* Vol. 7, p. 349, *Plc.* 11-13.
1888. V a n B e m m e l e n, J. M. — Transformation des colloïdes en substances cristallines: *Recueil Trav. Chim. Pays-Bas et Belgique*, 7 Bd. p. 63.
1897. — — Die Absorption. Das Wasser in den Kolloiden, besonders in dem Gel der Kieselsäure: *Zeit. Anorg. Chem.* 13 Bd. p. 233.
1898. — — Die Bildung der Gels und ihre Struktur: *Zeit. Anorg. Chem.* 18 Bd. p. 14.
1900. — — Die Absorption. 5. Die Absorption von HCl und KCl aus wässerigen Lösung durch kolloidales Zinnoxid: *Zeit. Anorg. Chem.* 23 Bd. p. 111.
1880. V a n B e n e d e n, E. — Recherches sur l'embryologie des Mammifères: *Arch. Biol.* Tome 1, p. 137, *Plc.* 4-6.

1909. Van der Ven, — Sur le transport des liquides par le courant électrique: *Arch. Mus. Teyler Haarlem* (2) Vol. 11, p. 185.
1889. Van Gehuchten, A. — L'axe organique du Noyau: *La Cellule*, Tome 5, p. 175, 1 Taf.
1909. Vejdowsky, F. — Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung: *Prag*, 103 p. 9 Taf. 5 fig.
1903. Verworn, M. — Allgemeine Physiologie. 4 Aufl.; *Jena*, Fischer 652 p. 300 fig.
1902. Viola, G. — La supposta vita dei cristalli: *Rivista d'Italia* 1902, 1, p. 926.
1912. — — La legge di Haüy nei cristalli solidi, fluenti e liquidi. *Rend. Acc. Lincei*, Vol. 21, p. 84.
- 1852 Virchow, R. — Ueber die Dotterplättchen bei Fischen und Amphibien: *Zeit. Wiss. Z.* 4 Bd. p. 236.
1854. — — Ueber das ausgebreitete Vorkommen einer dem Nervenmark analogen Substanz in den thierischen Geweben: *Virchow Arch.* 6 Bd. p. 562.
1908. Vlès, F. — Sur la biréfringence apparente des cils vibratiles: *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 146, p. 88.
1911. — — Propriétés optiques des muscles: *Thèse Doct. Sc. Paris*.
1874. Vogelsang, H. — Sur les cristallites. Études cristallogénétiques: *Arch. Néerland. Sc. Ex. Nat.* Tome 5, p. 156, Plc. 6-9; Tome 6, p. 223, Plc. 3-5; Tome 7, p. 385, Plc. 1-5.
1911. Wager, H. — On the effect of Gravity upon the movements and aggregation of *Euglena viridis* EHRL. and other Micro-organisms: *Phil. Trans. R. Soc. (B)*, Vol. 201, p. 333, Plt. 32-36.
1888. Wakker, J. H. — Studien über die Inhaltkörper der Pflanzenzelle: *Jahrb. Wiss. Bot.* 19 Bd. p. 423, Taf. 12-15.
1891. — — Ein neuer Inhaltkörper der Pflanzenzelle: *Jahrb. Wiss. Bot.* 23 Bd. p. 1, Taf. 1.
1901. Waldeyer, W. — Die Geschlechtszellen: *Handb. Vergl. Exp. Entw. Wirbelthiere* 1 Bd. p. 86, 150 fig.
1907. Walker, C. E. — Observations on the Life-history of Leucocytes: Part. II.: *Proc. R. Soc. (B)* Vol. 79, p. 491, Plt. 5.
1911. Wartenberg, H. — Zur Kenntnis der krystallinischen Flüssigkeiten: *Physikal. Zeit.* 12 Bd. p. 837.
1903. Weidenreich, F. — Die roten Blutkörperchen I: *Anat. Hefte*, 2 Abth. 13 Bd. p. 1.
1908. Weimarn, P. P. von. — Zur Lehre von den Zuständen der Materie: *Koll. Zeitschr.* 3 Bd. p. 282; 4 Bd. p. 27, 123, 198, 252, 315; 5 Bd. p. 212, Taf. 9-11.
1910. — — Ueber Kristallisationsbedingungen des Agar-Agar und der Gelatine, im Zusammenhange mit den Mechanismus der Gelatinie-

- rungsprozesse: *Journ. Russ. Phys. Chem. Ges.* 42 Bd. pag. 653-7
citato dal *Chem. Zbl.* 1910. 2. p. 1583.
1899. Wichmann, A. — Ueber die Krystallform der Albumine: *Zent. physiol. Chem.* 27 Bd. p. 575. 4 fig.
1911. Wiegner, G. — Beiträge zur ultramikroskopischen Untersuchungen einiger Kolloidkoagulationen durch Elektrolyte: *Koll. Zeitschr.* 8 Bd. p. 227.
1897. Wilson, C. T. R. — Condensation of Water Vapour in the Presence of Dust-free Air and other Gases: *Phil. Trans. (A)* Vol. 189. p. 265.
1899. Wilson, E. B. — On Protoplasmatic Structure in the Eggs of Echinoderms and some other Animals: *Journ. Morph. Vol. 15 Suppl. p. 1. Plt. 1-2.*
1900. — — The Cell in Development and Inheritance, 2 Edit.: *New York, Macmillan.* 483 p. 194 fig.
1904. — — Experimental studies on germinal localization: *Journ. Exp. Z. Vol. 1. p. 1. 100 fig.*
1906. — — Studies on Chromosomes. III The sexual differences of the Chromosome groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex: *Journ. Exp. Z. Vol. 3. p. 1. 6 fig.*
1909. — — Studies on Chromosomes. V. The chromosomes of *Metapodius*. A contribution to the hypothesis of the genetic continuity of chromosomes: *Journ. Exp. Z. Vol. 6. p. 147. Plt. 1, 13 fig.*
1910. — — Studies on Chromosomes. VI. A new type of chromosome combination in *Metapodius*: *Journ. Exp. Z. Vol. 9. p. 53. 5 fig.*
1911. — — Studies on Chromosomes. VII. A review of the chromosomes of *Nezara*; with some more general considerations: *Journ. Morph. Vol. 22. p. 71, 1 Plt. 9 fig.*
1912. Winiwarter, H. von. — Etude sur la Spermatogénèse humaine. I. Cellule de Sertoli. II. Heterochromosome et mitoses de l'épithélium séminal: *Arch. Biol. Tome 27. p. 91. Taf. 6-7.*
1903. Wladimiroff, A. — Rückfallieber: *Handb. Pathog. Mikroorg.* 3 Bd. p. 75.
1894. Wolff, M. — Die Kettenbildung der Gestirne: *Astronom. Nachrichten* 135 Bd. p. 3246.
1904. Yatsu, N. — Experiments on the development of egg-fragments of *Cerbratulus*: *Biol. Bull. Vol. 6. p. 123. 5 fig.*
1898. Zacharias, E. — Ueber Nachweis und Vorkommen von Nuclein: *Ber. Bot. Ges.* 16 Bd. p. 185. 3 fig.
1905. Zambonini, F. — Ricerche su alcune Zeoliti: *Mem. Acc. Lincei* (5) Vol. 5. p. 344.
1907. — — Contributo allo studio dei silicati idrati: *Atti Acc. Sc. Napoli* 12 Vol. 14. N. 1, 129 p. 1 Tav.

1903. Z a w i d z k i, I. v o n — Ueber Saponinschaum: *Zeit. Physik. Chem.* 12 Bd. p. 612.
- 1893¹. Z i m m e r m a n n, A. — Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle: 1 Bd. 322 p. 6 Taf.
- 1893². — — Ueber das tinctionelle Verhalten der Zellkernkrystalloide: *Zeit. Wiss. Mikr.* 10 Bd. p. 211.
- 1893³. — — Sammelreferate aus dem Gesamtgebiete der Zellenlehre: *Beih. Bot. Centr.* 3 Bd. p. 206, 321, 401.
1896. — — Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes: *Jena, Fischer*, 188 p. 81 fig.
1905. Z s i g m o n d y, R. — Zur Erkenntnis der Kolloide: *Jena, Fischer*, 188 p. 1 Taf. 6 fig.
1905. — Z u e l z e r, M. — Ueber die Einwirkung der Radiumstrahlen auf Protozoen: *Arch. Protistenk.* 5 Bd. p. 358, 2 fig.

Spiegazione delle Tavole 4-5.

Ingrandimento comune a tutte le figure $\frac{2700}{1}$ circa. Microscopio « VAN HEERCK » WATSON Grande stativo: Oc. 3 mm. apoc. ap. 1,10 ZEISS, Obj. comp. 18; Condens. olosc. WATSON ap. 1,35, luce artificiale

Tavola 4.

Le figure rappresentano i cromosomi di una profase precoce di endotelio peritoneale di larva di *Salamandra maculosa*. È evidente l'assoluta irregolarità di numero e di senso delle torsioni elicoidi dei singoli cromosomi.

Tavola 5.

Le figure rappresentano i cromosomi di una metafase della stessa specie di nuclei. È da notare, in paragone alle forme della tavola precedente, come le torsioni elicoidi sono andate progressivamente svolgendosi.

NB. Per ulteriori dati e per le conclusioni che se ne debbono dedurre cfr. Cap. II, 3 e Cap. IV, 1.

Indice

Introduzione	pag. 37
I. I caratteri del nucleo intercinetico	» 41
II. La formazione dei cromosomi	» 48
1. L'aumento di volume e la diminuzione di visibilità del nucleo all'inizio della mitosi	» 48
2. Le prime modificazioni endonucleari profasiche ed i feno- meni di smescolamento	» 56
I dati citologici	» 56
Comparazione con i fenomeni critici	» 63
Analisi fisica dei fenomeni obbiettivi della profase	» 75
3. Le torsioni profasiche ed i fenomeni di associazione	» 83
Le torsioni dei cromosomi	» 83
Altri casi di torsioni citologiche	» 96
I fenomeni di associazione nelle diminuzioni di dispersità	» 99
I rapporti tra le associazioni lineari e le torsioni	» 105
Le forme elicoidi e le diminuzioni di dispersità	» 112
III. I caratteri fisici dei cromosomi	» 114
1. La grandezza assoluta ed il numero dei cromosomi	» 114
2. Le differenze di grandezza fra i cromosomi	» 124
3. Il rapporto nucleo-cromosomico ed i fenomeni di assorbi- mento	» 143
4. Lo stato di aggregazione dei cromosomi	» 149

5. La forma e la struttura dei cromosomi	pag. 153
Le forme dei cromosomi	» 153
Forme simili a quelle dei cromosomi	» 156
Conseguenze per i cromosomi	» 164
La forma del nucleo	» 169
Rapporti fra la struttura dei cromosomi e quella degli organismi	» 169
6. La colorabilità dei cromosomi	» 171
7. I caratteri ottici dei cromosomi	» 175
8. Il comportamento dei cromosomi in un campo elettrico	» 181
I fattori della cataforesi	» 181
Le esperienze fatte	» 185
Conclusione	» 190
IV. I mutamenti fisici dei cromosomi dalla profase alla metafase.	» 191
1. La sparizione delle torsioni profasiche.	» 191
2. L'accorciamento dei cromosomi	» 195
L'accorciamento come diminuzione di superficie	» 195
La proporzionalità dell'accorciamento alle dimensioni iniziali	» 204
La diminuzione di volume dei cromosomi	» 208
V. La divisione longitudinale dei cromosomi	» 210
1. Natura della divisione longitudinale	» 210
2. Rapporti fra la divisione longitudinale e l'accorciamento anafasico	» 223
3. Altri aspetti della divisione longitudinale	» 227
VI. La dissoluzione dei cromosomi	» 232
1. La sparizione dei cromosomi e la soluzione dei gel	» 232
I fenomeni telofasici	» 232
Fenomeni simili per altre strutture citologiche	» 237
Rapporto tra la soluzione dei gel e dei cristalli di albuminoidi, ed i fenomeni telofasici	» 239
Possibile significato e valore della velocità di diffusione della cromatina	» 253
2. Se, quando, e sotto quale aspetto si possa parlare di continuità genetica dei cromosomi	» 254
Argomenti addotti in favore della continuità genetica	» 254
La riconoscibilità dei cromosomi nel nucleo intercinetico	» 263
Conclusione	» 269
VII. Natura e cause del ciclo mitotico	» 271
Il ciclo mitotico nel suo insieme	» 271
Cicli endocellulari analoghi al ciclo mitotico	» 280
Le possibili cause del ciclo mitotico	» 282
Analisi fisica della serie completa delle forme di divisione nucleare	» 285
Preformazione od epigenesi?	» 288
Conclusione	» 289
Riassunto	» 292
Bibliografia	» 295
Spiegazione delle tavole	» 323

Sulle espansioni nervose dei peli tattili

Ricerche

del

Dott. Augusto Stefanelli

Autore alla cattedra di Istologia e Fisiologia generale della R. Università di Napoli

con le tavole 6-8

Dacchè il MALPIGHI con geniale intuizione ebbe riposto nei peli una notevole funzione tattile, furono il GEGENBAUR nel 1851, il LEYDIG nel 1859 e l'ODENIUS nel 1866 che, riprendendone lo studio, per primi contribuirono al progresso delle nozioni sull'argomento: giacchè, in possesso oramai di metodi tecnici progrediti, poterono richiamare l'attenzione degli osservatori su quegli organi e indicare un nuovo campo di minute e interessanti ricerche alle loro investigazioni. Ne rimasero così pienamente lumeggiate le classiche esperienze dello SPALLANZANI, e quelle di altri eminenti sperimentatori, circa la grande importanza biologica dei peli tattili.

In Italia si fece iniziatore di questi studi l'illustre PALADINO col LANZILLOTTI-BUONSANTI, pubblicando fin dal 1871 delle preziose ricerche sulla struttura e fisiologia dei peli tattili, seguite un anno appresso da quelle del SERTOLI sui nervi, e contemporaneamente del JOBERT in Francia, dello SCHÖBL e dello STIEDA in Germania. Da quel tempo una lunga schiera di osservatori si è venuta succedendo con lo scopo di vieppiù illustrare la minuta distribuzione dei nervi intorno ai follicoli dei peli mercè l'impiego di quei metodi, che l'esperienza man mano indicava come i più adatti. Seguendo la gran maggioranza degli autori ha basate le sue conclusioni sui risultati ottenuti col metodo d'impregnazione al cloruro d'oro, o con altri procedimenti meno perfetti, non sono mancati di quelli, che hanno impiegato nelle loro ricerche il bleu di metilene (OSTROUMOW, BOTEZAT, LEONTOWITSCH, SZYMONOWICZ W., SZYMONOWICZ L. (3) ecc.), o la reazione nera del GOLGI (VAN GEHUCHTEN, RETZIUS, ORRÌ, ecc.), e finalmente metodi neuro-fibrillari, come il TELLO (1), BOTEZAT (4), LON-

DOX, LEFÉBURE (1) e VAN DE VELDE; sebbene fra questi il LEFÉBURE abbia basate le sue conclusioni principalmente sui risultati ottenuti col cloruro d'oro, e gli altri abbiano tenuto di mira, più che le disposizioni e la maniera di originarsi degli apparati espansionali intorno ai follicoli piliferi, la loro struttura neurofibrillare in rapporto con le altre espansioni nervose sia di senso che di moto.

Dato il nuovo campo che i metodi neurofibrillari hanno aperto alla investigazione istologica, non ho creduto vano riprendere oggi le indagini sulle espansioni nervose dei peli tattili mercè l'impiego del metodo CAJAL all'argento ridotto, essendomi convinto per precedenti ricerche che esso dà all'osservazione i più minuti dettagli: e tanto maggiormente perchè, oltre ad essere più elettivo del cloruro di oro e del bleu di metilene, ha sopra di questi il vantaggio di una previa fissazione dei tessuti, che ne impedisce l'alterabilità per le successive manipolazioni e lascia quindi maggiore attendibilità sulle immagini osservate.

Ho compiute le mie ricerche sui peli tattili, con o senza corpi cavernosi, del labbro superiore e delle sopracciglia dei mammiferi (*Felis catus*, *Arvicola arvalis*, *Myoxus acellanarius*, *Cavia cobaya*, *Lepus cuniculus*, *Mus decumanus*, *Talpa europaea*, *Erinaceus europaeus*), e le ho estese a quelli delle grandi labbra vulvari, perchè mi è sembrato che siano stati sempre negletti dagli studiosi dell'istologia nervosa dei genitali femminili esterni.

I nervi destinati ai peli tattili forniti di corpi cavernosi, (sch w e l k ö r p e r h a l t i g e r H a a r b ä l g e del BOXXER), pigliano origine da un ricco plesso nervoso a grossi fasci situato nello strato profondo della cute, e si distinguono in sensitivi, vasomotori e motori: quelli delle due prime maniere, come con adatte esperienze poté dimostrare il PALADINO, provengono dal V paio, i motori dal VII. Risultano di cospicui tronchi, che per la loro distribuzione si presentano subito, specialmente nel labbro dei neonati di *Myoxus*, sotto due aspetti: gli uni si risolvono in foltissimi e limitati plessi, a mo' di chiazze e cespugli inestricabili, sui fasci muscolari e nel tessuto connettivo circostante dando origine a piccole piastre motrici sulle fibre striate, a ramuscoli che si dirigono nel plesso nervoso cutaneo superficiale e dentro l'epitelio, o più raramente nei follicoli piliferi; gli altri salgono compatti incontro ai follicoli dei peli tattili a seni sanguigni, dando spesso, in prossimità di questi, o quando già vi son penetrati, rami anastomotici con quelli dei follicoli vicini.

Il MAJOCCHI (1910) riscontra rami anastomotici tra i plessi dei follicoli ordinari, non tra quelli dei follicoli tattili a seni sanguigni per i quali espressamente ammette che « il plesso è separato dagli altri dei follicoli vicini: in altri termini è un plesso *autonomo* » (p. 43). Ma non solo quei rami esistono, quanto anzi dai singoli plessi si elevano fibrille nervose che, recandosi negli strati cutanei superficiali, offrono connessioni anche con gli altri apparati nervosi della sensibilità cutanea; come del resto ammetteva già fin dal 1883 il RICHIARDI, allorquando faceva notare che alcune fibre del plesso follicolare, scorrendo lungo il collo del follicolo, si andavano a terminare nell'epidermide.

Ho pure notato che i fasci, aggredendo un po' obliquamente i follicoli, vi penetrano « in corrispondenza del terzo inferiore circa » (SERTOLI), ed il più delle volte da un solo lato, come osservarono dapprima il GEGENBAUR e il LEYDIG, oppure da due lati, come il MAJOCCHI giustamente ammette avvenga per il riccio: s'incamminano quindi per le trabecole dei corpi spugnosi verso la guaina connettivale interna (*strato compatto*), ed ivi si dispongono in forma di plesso, corrispondente all'*epilemma* le dell'ARNSTEIN ed avvolgente tutto intorno le guaine delle radici pilifere.

Lungo i cordoni fibrosi dei piccoli mammiferi da me esaminati non mi è stato dato mai osservare alcuna forma di espansione nervosa, contrariamente a quanto hanno descritto l'OSTROUMOW, il BOTEZAT, il TRETJAKOFF (1), nè i corpuscoli nervosi ultimamente, mercè il processo al bleu di metilene, riscontrati dallo ZACZEK nel cavallo e dal TRETJAKOFF (2) nel bue; e così neppure nella guaina connettiva interna ho potuto riconoscere la ricchezza di arboscenze volute dallo KSJUXIX. Sibbene ho riscontrato a questo livello qualche rara arborecenza e delle caratteristiche fibre mieliniche che, giunte quasi a contatto con la membrana vitrea, si dividono e suddividono in una gran quantità di corti rami che, avvolgendosi fra loro a mo' di gomito, e spesso anche anastomizzandosi, darebbero tutta l'apparenza di un'ampia piastra motrice, se la finezza del metodo non c' indicasse dove sieno da ricercarsi le vere espansioni nervose: esse sono rappresentate da esilissime neurofibrille, che in tenui fascetti si dispongono secondo l'asse maggiore del follicolo, sebbene la fibra, che le origina, abbia rispetto ad esso un decorso trasversale. La Fig. 8 si riferisce appunto ad una di queste caratteristiche formazioni nervose, prevalentemente riscontrate sui follicoli a seni

sanguigni del labbro superiore di *Arvicola arvalis*, e le lettere *es* indicano le espansioni nervose a cui quella dà origine.

Nei peli ordinari il fascio nervoso, che vi giunge, è composto di poche fibre, da 2 a 5, come ebbero già a dire il BONNET, lo SCHWALBE ed il KÖLLIKER, e come più recentemente afferma il DUCCESCHI (2), e non già di una sola, il che avviene assai di rado), come sostennero il RANVIER e VAN GEHUCHTEN. Appena pervenute in contatto del follicolo pilifero lo circondano, dando luogo alle espansioni nervose, senza prima averlo seguito per un certo tratto (Fig. 4), come avviene per i peli tattili a spazi sanguigni. Inoltre, mentre in questi il fascio nervoso proviene direttamente dal plesso cutaneo profondo, in quelli invece discende dalla porzione superficiale della cute, rivolgendo in alto le sue ramificazioni espansionali appena in contatto col follicolo (Fig. 4); il quale alle volte può trovarsi abbracciato dall'incontro di due fascetti nervosi provenienti da punti diversi, ma sempre superficiali (Fig. 4).

Questa provenienza dagli strati superficiali della cute fece concludere al VAN GEHUCHTEN che le fibre nervose dei peli ordinari siano state delle collaterali di quelle cutanee; ma il RERZIUS, che pure usò dello stesso metodo GOLGI, si oppose a questa interpretazione. Ad ogni modo il carattere è molto importante per la sua costanza e per il fatto che su di esso può riscontrarsi la più sicura distinzione tra i peli ordinari e quelli che, facendo passaggio ai peli con corpi cavernosi, furono definiti dapprima dallo SCHÖBB, e dipoi dal BONNET e dal MERKEL confermati.

Nei peli di passaggio infatti, oltre ad osservarsi una maggior proporzione dello stelo pilifero e delle guaine connettive rispetto ai peli ordinari, vi si riscontrano, in opposizione a questi, fasci nervosi ascendenti, (Fig. 1, 2, 3, 13, 19), come nei peli forniti di corpo spugnoso (Fig. 17, 18), e solo di rado anche qualche fibra discendente (Fig. 5); di maniera che il MERKEL, al quale non sfuggì questa differenza, poté omologare ad essi i peli dei baffi nell'uomo, sebbene sforniti di spazi sanguigni.

Così distribuiti i nervi prima di penetrare nelle guaine proprie del pelo, in che maniera si comportano appena pervenuti in loro contatto?

JOBERT poté già fin dal 1872 (1) stabilire che i nervi, giunti nel colletto del follicolo, in prossimità dello sbocco delle ghiandole sebacee, si dispongono circolarmente in una specie di collare at-

torno alla membrana vitrea, perdendo in questo punto la loro mielina: « pénètrent jusqu' à la membrane vitrée en rampant autour de follicule, formant ainsi par leur réunion une sorte de collier nerveux » (p. 132). Questo, riconosciuto ancora dallo SCHÖBL, ma contestato dal BEIL, fu poi più particolarmente descritto dal JOBERT stesso (5), dall'ARNSTEIN, dal RANVIER, e quindi dai coning HOGGAN, che finalmente, tenuto conto del suo primo illustratore, lo denominarono *Collier de Jobert*.

I fasci nervosi infatti, giunti sul follicolo, vi si dilatano in maniera che le loro fibre midollate, incrociandosi in varia guisa, lo inviluppano da tutte le parti, mentre esse stesse rimangono involte in un fitto, ma delicatissimo reticolato di fibre amieliniche, provenienti dal simpatico. Queste penetrano in scarso numero, tanto che non sempre è possibile riscontrarle, con le fibre midollate, giacchè possono giungere anche da altri punti e per lo più, com'è il caso per i peli con seni sanguigni, dagli strati superiori della cute dopo aver preso parte alla costituzione di un fitto anello nervoso intorno alla regione del collo sotto alle ghiandole sebacee; di qui discendono lungo il follicolo e mandano propaggini, che possono raggiungere l'altezza della papilla.

La rete da esse costituita fu già intravista dall'Ostroumow, e fu più tardi dal LEFÉBURE (1) omologata al *Fadenapparat* del TIMOFFEEV per le altre espansioni nervose di senso; il DUCESCU (1910) però, nelle sue investigazioni sugli apparati sensitivi della cute umana, è d'opinione che « la red no es tîn completă y evidentă que se puea afirmar tratarse de una formación analoga al aparat de TIMOFFEEV de otras terminaciones nerviosas. » (p. 133). Alle mie ricerche questa rete è risultata così evidente da non potersi oramai mettere più in dubbio la sua esistenza ed il significato, già attribuitole dal LEFÉBURE.

Solo non posso acconsentire con quest'autore (1, 3) circa la presenza di speciali anelli tattili interni ed esterni, dentro ai quali, ed oltre ai quali le fibre amieliniche darebbero origine ad espansioni di varia foggia. Tanto più che sia la descrizione quanto i disegni destinati ad illustrare detti anelli, i quali secondo l'autore mancherebbero nei peli della pelle del seno (4), hanno così poco di preciso che, nonostante siano stati seguiti dal PREXANT e BOUIN nell'esposizione sull'innervazione dei peli tattili nel loro recentissimo « *Traité d'Istologie* », avrebbero meritato una maggiore illustrazione; ed inoltre perchè, per quante ricerche io ne abbia fatte nei miei

preparati alla CAJAL, non sono mai riuscito ad osservare di simili formazioni con tutto il complesso di espansioni e plessi nervosi, che ne conseguono. Ai lati dei follicoli appaiono è vero dei corpi oblunghi od ovalari (Fig. 19), che si colorano in gialletto col metodo CAJAL; ma essi non sono altro se non le sezioni trasverse degli anelli connettivali, dentro ai quali scorrono le fibre nervose. Poco evidenti o nulli sono nei follicoli delle grandi labbra vulvari, ma molto caratteristici nelle sopracciglia e nel labbro superiore.

Le fibre midollate corrono parallelamente all'asse del pelo dentro allo strato connettivo compatto, finchè, giunte a contatto della membrana vitrea in prossimità delle ghiandole sebacee, come dapprima determinò lo STIEDA, si dividono ripetutamente in maniera dicotonica dopo un lungo strozzamento pre-espansionale. Ne risultano quindi quelle caratteristiche ramificazioni a forchetta che, studiate dal JOBERT, attirarono principalmente l'attenzione del MERKEL e dei coniugi HOGGAN (*forked nerve terminations*), e che, per la loro apparenza, furono dall'OSTROUMOW e dall'ARNSTEIN dette a palizzata e lanciformi dal BONNET.

La loro situazione nel follicolo a corpi spugnosi toglie definitivamente ogni valore alla esistenza di un cuscinetto tattile (LOEWE) ed all'opinione di coloro (BURKARDT, ODENIUS), secondo i quali le fibre nervose si terminerebbero nel corpo conico (*Ringwulst*); questo quindi è tutt'altro che un anello tattile, come pensava RENAUT, giacchè i nervi si trovano precisamente alloggiati là dove, terminandosi i seni sanguigni, la guaina epiteliale esterna offre un notevole ispessimento per poi assottigliarsi con lieve curva.

I rami delle forchette possono essere da due a dieci e più per ogni fibra (Fig. 1, 2, 6, 9, 11, 13), come ho potuto constatare anche per i peli di passaggio, che si riscontrano nelle grandi labbra vulvari della gatta (Fig. 1, 2, 3), ed assumere un vario aspetto e posizione: spesso si mostrano sormontati da un piccolo rigonfiamento (Fig. 10), come li vide terminarsi l'ODENIUS; JOBERT descrisse piccoli nuclei rigonfiati alle loro estremità, il REDTEL corpi appiattiti od ovalari circondati da un'aureola chiara, e bottoni liberi, un po' ispessiti, il VAN GENTCHTEN, ecc. Ma vero è che intorno ad uno stesso follicolo, sia esso o no fornito di seni sanguigni, possiamo trovare i rami della palizzata differentemente conformati alle loro estremità, che spesso risultano rigonfiate a mo' di clave od affilate e lievemente ondulate (Fig. 13).

Il loro aspetto è il caratteristico comune a tutte le altre espansioni nervose, perchè l'axoplasma rimane poco attaccato dai sali d'argento, mentre le neurofibrille assumono una decisa tinta nera, che facilmente le individualizza all'occhio dell'osservatore. I rami corrono generalmente paralleli all'asse del pelo, raggiungendo una medesima altezza, ma alle volte alcuni si elevano più su del livello ordinario, mentre altri si ripiegano orizzontalmente o si rovesciano completamente in giù (Fig. 1, 5, 19, *f*). Questo fatto è molto comune per quei peli delle grandi labbra vulvari della gatta, i quali per le loro dimensioni e la loro innervazione sono da considerarsi come peli di passaggio tra gli ordinari e quelli a spazi sanguigni.

Osservando la Fig. 5, che ci rappresenta appunto l'innervazione di un pelo della vulva di gatta, si vedono alcuni rami delle formazioni foreute dar luogo lungo il loro tragitto ad un rigonfiamento, che è stettato nel caso che da esso pigliano origine più rami (*a*), o triangolare se ne emanano due (*b*). Ad ogni modo dopo simili rigonfiamenti uno dei rami risulta sempre rovesciato in giù od orizzontale, mentre l'altro continua la sua ascensione verticale; il rigonfiamento stesso assume una tinta più pallida e le neurofibrille, più distanziate fra di loro, un aspetto reticolato molto evidente, che lascia scorgere il loro orientamento per i diversi rami.

Questi pigliano forma a mo' di corta clava nei peli a spazi sanguigni dei neonati di *Myoxus avellanarius* (Fig. 17), ma negli adulti si fanno spesso alquanto affilati ed ondulati, in maniera da assumere con la vitrea più estesi contatti (Fig. 6, 11). Nel gatto, più che negli altri mammiferi da me esaminati, rimangono molto espansi a mo' di vere clave, forniti spesso di più rigonfiamenti, e si prestano a meraviglia per la dimostrazione della struttura neurofibrillare (Fig. 21); nei peli di passaggio però sia del labbro superiore (Fig. 13), e delle soppracciglia (Fig. 19), come delle labbra vulvari (Fig. 1, 2, 3, 5), le ramificazioni a forchetta rimangono molto lunghe ed esili, fino ad essere costituite da una o due neurofibrille. Nei peli tattili a corpi cavernosi dell'*Arvicola arvalis* il loro aspetto può essere molto irregolare, perchè, oltre a rimanere assai corte e sormontate da rigonfiamenti di varia forma (Fig. 7, 10), hanno alle volte un decorso incurvato (Fig. 12), che toglie quell'uniformità di parallelismo, che fece meritare loro il nome di *p a l i z z a t a*.

Osservate a fortissimo ingrandimento lasciano assai spesso scorgere la esistenza di esilissime fibrille che, dipartendosi da qualcuna di esse, corrono ad anastomizzarsi con altri rami delle for

mazioni foreute. Come ho già avuto occasione di dimostrare per le piastre motrici, vanno esse considerate quali fibrille ultraespansionali, che anche qui hanno il compito di mettere in intimo rapporto sia i rami gemelli delle forchette, provenienti cioè dal ramificarsi di una stessa fibra midollata (Fig. 7), sia quelli più o meno lontani di fibre diverse (Fig. 13, 21); alcune, appartenenti a follicoli con corpi spugnosi, fuoriescono dalle estremità appuntite delle ramificazioni a palizzata (Fig. 9), e si vanno ad anastomizzare con l'anello nervoso soprastante.

Questi fatti, che i miei preparati dimostrano all'evidenza, sono in aperto contrasto con quanto asseriva già il VAN GEUCHTEN nel 1892, che cioè « le seul caractère absolument constant qui appartient à la fois à toutes les terminaisons nerveuses dans les follicules pileux, c'est que cette terminaison se fait toujours par une arborisation formée de ramilles indépendantes » (p. 347); e col giudizio più tardi espresso dal LEFÈBURE (1908), che le ramificazioni a forchetta « paraissent effectuer leur trajet indépendamment les unes des autres » (p. 153). Uno sguardo alle figure citate basterà per convincerci del contrario, e ci autorizzerà quindi a concludere che, secondo quanto accade nelle altre espansioni nervose, anche quelle intorno ai pili si effettuano per mezzo di rami fra loro intimamente collegati mercè fibrille ultraespansionali, e non già, come ripete il SZYMONOWICZ L. nel suo trattato di Istologia e Anatomia Microscopica, « in forma di arborizzazioni terminali libere » (p. 341), o, secondo quanto afferma il LEFÈBURE, (1909, 4), « par des extrémités libres (varicosités terminales) dont les neurofibrilles ne contractent aucun rapport de continuité avec celles de leurs voisines.... » (p. 352). Il che valga ancora per le piastre motrici, che si riscotano sulle fibre muscolari striate dei follicoli piliferi, per alcune delle quali non mi è stato difficile dimostrare, contro l'opinione espressamente manifestata dal VAN GEUCHTEN, la loro struttura reticolata.

Il LEFÈBURE pensa che l'apparenza in forma di rete delle espansioni nervose di senso sia dovuto ad artefatti del metodo all'oro ed al bleu di metilene, e che il metodo Cajal tolga quest'illusione; e in altro luogo considera le ultraespansionali come collaterali che per casi eccezionali siano sfuggite via dalle terminazioni. In seguito a ciò io insisto a ripetere che anche col metodo Cajal, anzi soprattutto col metodo Cajal, si riesce a mettere in evidenza che la vera struttura di tutte le espan-

sioni nervose, sia di senso che di moto, è la reticolata, e che le ultraespansionali vanno considerate non come qualcosa di accessorio e di eccezionale, ma come un dato di altissimo significato, risultando un fatto costante e normale del sistema nervoso periferico.

Crediamo quindi di avere elementi sufficienti onde poter sopprimere, come propose il RUFFINI, la parola terminazione e sostituirla con l'altra, più rispondente all'obiettività dei fatti, di *espansione nervosa*, e ci meravigliamo come alcuni, onde poter sostenere vecchi preconcetti sull'intima struttura del tessuto nervoso, non siano riusciti ancora a mettere in evidenza le molto evidenti fibrille *ultraespansionali*.

Così TELLO (1907): « Et comme d'ailleurs nous n'avons jamais trouvé dans nos préparation des anastomoses entre les arborisations de deux fibres différentes, et nous n'avons plus rencontré les fibres et ramifications ultraterminales décrites par RUFFINI, faits qui du reste n'ont pas pu être constatés avant nous par un grand nombre d'investigateurs, nous employerons toujours quand-même la parole *terminaison* comme étant la plus exacte jusqu'au moment où des faits plus clairs et convaincants nous prouvent que nous sommes dans l'erreur. » (p. 227). Ma il RUFFINI (1908) ha già convenientemente risposto alle obiezioni del TELLO, le quali, dati i fatti più chiari e convincenti messi in evidenza, non dovrebbero più sussistere.

Ho detto, parlando delle fibre amieliniche nei peli tattili a seni sanguigni, come parte di esse discendano verso i follicoli dagli strati sotto-cutanei dopo aver contribuito alla formazione di un fitto anello nervoso, situato fra le ghiandole sebacee e gli strozzamenti delle guaine epiteliali. Ora aggiungo che ad esso pervengono anche scarse fibre midollate dagli strati inferiori dei follicoli, le quali, spingendosi oltre le formazioni foreute (Fig. 18), vanno a sfociarvi in un grandissimo numero di fili (Fig. 20), o corrono a costituire entro l'epidermide malpighiana dello sbocco follicolare un plesso, detto dal MAJOREN follicolare *ultraterminale* nel 1901, e dipoi, nel 1910, plesso follicolare *secondario*, o plesso terminale dello sbocco follicolare. Dal plesso sotto-cutaneo d'altra parte si distaccano fasci, in prevalenza di fibre mieliniche, le quali, con decorso discendente, si avviano anche esse verso l'anello nervoso girando attorno alle ghiandole sebacee, o lasciando prima di queste qualche rara fibra,

che, sfioccandosi abbondantemente intorno alla esile guaina epiteliale del follicolo, finisce col formarvi una delicatissima ed intricata rete nervosa espansionale (Fig. 14, 18, r).

Ne risulta così una complicatissima disposizione nervosa intorno ai follicoli dei peli tattili a seni sanguigni, la quale, avendo due punti di partenza, follicolare e sotto cutanea (Fig. 18), finisce con l'incontrarsi e fondersi nel caratteristico anello nervoso.

Il JOBERT vide fibre discendenti nella talpa e nel porco, ma il BOXNET fu quello che, per primo e con più particolari, fin dal 1878 descrisse e disegnò a livello del collo dei follicoli un anello nervoso di fibre circolari, provenienti dal plesso sotto-cutaneo. A quest'osservatore però ed agli altri, che lo seguirono, sfuggì l'origine multipla di esso, e bisogna giungere al TRETJAKOFF (1902) per vedere figurata una disposizione, che più si avvicini ai nostri reperti. Così pure è rimasta ancora molto oscura la maniera di espandersi delle fibre nervose in detto anello, dovuta al fatto che esse qui si dispongono in forma di un reticolato circolare molto schiacciato e stretto, che rende difficile seguire una fibra per lungo tratto. Oltre alla maniera indicata dalla Fig. 20, in qualche punto più superficiale, dove la rete non è ancora tanto compatta, ho potuto osservare delle fibre mieliniche, le quali, dopo essersi ripetutamente fra di loro anastomizzate, finivano per dar luogo a delle varicosità neurofibrillari di varia forma, ma per lo più clavate e di piccole dimensioni; spesso ne ho riscontrate parecchie sullo stesso filo nervoso susseguirsi l'una all'altra, finchè andavano a fondersi obliquamente con altri rami vicini, o rimanevano come intercalate alle fibre stesse. Questo prova che l'anello è un apparato nervoso di natura espansionale come quello delle fibre a forchetta, e che le fibre amieliniche vanno anche qui considerate in parte come appartenenti a quel sistema, che forma l'apparato di Timofeev, mentre le altre sembrano destinate ai vasi capillari, che a questo livello, provenienti dai seni sanguigni, formano una fitta rete, imitata da quella nervosa. Specialmente nella *Cavia* questo fatto risulta evidente, perchè alla maggiore estensione e ricchezza della rete capillare, corrisponde un più complesso e serrato anello reticolare di fibre amieliniche.

Nei peli tattili di passaggio si trova pure un ricco anello nervoso, ma situato sulla membrana vitrea alla stessa altezza delle formazioni forcuti, sì che queste ne rimangono come involte e compresse contro detta membrana.

Quest'anello, scoperto dallo SCHÖBL e ritrovato dal BEIL, HOGGAN, SCHWALBE, BONNET, RANVIER, KÖLLIKER, ma negato dall'ARXSTEIN, fu creduto dal JOBERT di natura connettiva (*anneau fibreux, anneau dermique*), e dal MERKEL in parte congiuntivo e in parte nervoso; il BÖHM ne dette un discreto disegno, ma il VAN GENCKHETEN non l'ha « ... jamais pu mettre en évidence avec la méthode au chromate d'argent ... » (1893, p. 30).

Esso risulta costituito da alcune fibre midollate provenienti dal tronco nervoso ascendente, le quali, venute a contatto con la guaina vitrea, si ripiegano orizzontalmente, o in questa direzione ripetutamente si biforcano fino a ridursi a ramuscoli assai sottili, che fra loro si anastomizzano (Fig. 2, n. 5). Le ramificazioni maggiori hanno struttura fibrillare, come quelle delle formazioni a palizzata, specialmente presso i punti di biforcazione, e nel loro aspetto generale risultano fornite di varicosità che, pigliando più intime aderenze con la vitrea, vanno considerate come le vere espansioni sensitive di quest'apparecchio nervoso. Altri rami dell'anello pigliano direttamente origine dalle ramificazioni a forchetta (Fig. 3), sì che non è azzardato il pensare che sia l'anello come la palizzata abbiano la medesima funzione tattile, tanto più che, come sostenne lo SCHWALBE, anche alcuni rami dell'anello finiscono per diventare longitudinali. Le fibre amieliniche sono molto scarse e provengono in maggioranza dagli strozzamenti delle fibre midollate; ciò sembra in accordo con lo scarso sviluppo di un reticolo capillare intorno a questi follicoli, al contrario di quanto avveniva per quelli a seni sanguigni.

Date le anastomosi che esistono fra i vari rami dell'anello, questo assume l'aspetto di un reticolo in tutti i mammiferi da me esaminati: ma specialmente nel gatto, sia nei follicoli delle grandi labbra vulvari, e più ancora in quelli delle sopracciglia e delle labbra superiori (Fig. 2, 3, 13, 19). Non sembra perciò giusta la distinzione che il SZYMONOWICZ (3) vorrebbe far intervenire tra l'anello nervoso dell'uomo e quello degli altri mammiferi, che cioè mentre in quello le fibre nervose, dando nei loro giri ramificazioni molteplici e foggando maglie di varia grandezza, diano un reticolato circolare, in questi, formando giri paralleli senza biforcarsi, diano un semplice anello nervoso. Credo quindi col MAJOCCHI (2) che « siffatta distinzione può essere accolta per l'uomo, non nel senso assoluto, ma più sotto il rispetto di grado maggiore di frequenza ».

L'insieme degli apparati nervosi fin qui descritti trovansi alquanto ridotto nei peli ordinari, in alcuni dei quali uno solo può rimanere rappresentato, ed è per lo più quello delle forchette (Fig. 4), mentre in altri può mancare del tutto ogni specie d'innervazione; a questi rimane così solamente un ufficio protettivo della cute od ornamentale, mentre a quelli va attribuita una notevole funzione tattile.

Per peli tattili quindi bisogna intendere non solamente, come comunemente si giudica fare, quelli forniti di corpi cavernosi, ma anche quelli di passaggio e tutti gli ordinari, che risultano forniti di espansioni nervose, perchè, come dimostrarono BLASCHKO, KIESOW e FREY, e più recentemente fece osservare il DUCCESCHI (1), va loro attribuita gran parte della sensibilità cutanea. Quest'ultimo autore anzi così si esprime in altro lavoro (3): « ... la denominazione di peli tattili attribuita generalmente alle vibrisse che si trovano attorno al muso in alcune specie animali è improprio. Nella specie umana tutti i peli sono tattili e del resto anche in quegli animali in cui la maggior parte della superficie cutanea è ricoperta di falso pelame, i follicoli piliferi sono gli organi della sensibilità di contatto » (p. 349). Il che valga ancora, specialmente dopo le ricerche di HOLMGREN sui bruchi, per tutte quelle formazioni tricomatose degli invertebrati, che si son mostrate fornite di un'abbondante e complicata innervazione.

Sono però lungi dal cadere negli eccessi degli HOGGAN, i quali, stimando tutti i peli aventi funzione tattile, facevano da essi derivare, per successive trasformazioni avveratesi nel corso della filogenesi, gli altri apparati sensitivi della cute, di cui una prova suggestiva sarebbero stati gli organi di EIMER nella *Talpa*; o dell'ARNSTEIN, che pure considerava tattili tutti i peli del corpo, e così si esprimeva a loro riguardo: « so kommt man zur Ueberzeugung, dass Endkolben . resp. Tastkörperchen und Tasthaare physiologisch gleichwerthige Gebilde sind und sich in ihrer Function gegenseitig ersetzen können. » (p. 228),

Prima di passare a descrivere un'altra maniera di espansione nervosa molto sviluppata nella guaina epiteliale esterna dei peli tattili a corpi cavernosi, accenniamo che vari autori (SCHÖBL, ORRU, OSTROMOW, RUFFINI, TRETIKOFF, KSHUNIN, LEFÈBURE, MAJOCCHI), hanno potuto osservare fibre nervose penetrare nelle papille dei follicoli piliferi, pur non provenendo esse d'ordinario dal plesso

follicolare. Ma alle mie ricerche solo eccezionalmente è risultata la presenza di qualche fibra isolata penetrare nelle papille, e neppure posso assicurare sulla sua natura nervosa: sì che mi è sorto il dubbio che le ricche immagini date dai succitati autori non debbano attribuirsi tutte o in parte ad altri elementi per la equivoca elettività del cloruro di oro e del bleu di metilene. E del resto già per lo SCHÖBL, così aspramente combattuto dal JOBERT (1. 3), si è potuto dimostrare che l'aggrovigliamento di fibre nervose a mo' di gomitolo, da quell'autore riscontrato nei peli del topo albino, altro non sia se non un reticolo di capillari sanguigni impregnati dal cloruro di oro. Non posso perciò nulla affermare circa le ramificazioni ad anse attorcigliate del RUFFINI o sulle arborizzazioni libere munite di varicosità appiattite del TRETJAKOFF e dello KSAU-
NIX, tanto più che autori passati (SERTOLI, VAN GEHUCHTEN) e recenti (DECCESCHI) non riscontrarono nervi nelle papille, o ne parlarono come di un fatto eccezionale (RETZIUS).

Inoltre vi sarebbe anche discordia sul significato funzionale di essi, ove esistessero, perchè mentre da una parte si propende, seguendo le idee dello SFAMENI, a crederli sensitivi, dall'altra, stando col RUFFINI, LEFÈBURE, OSTROMOW ecc., li si vorrebbero di natura vascolare o vaso-motoria, per quanto successivamente il RUFFINI siasi in parte adattato alla opinione dello SFAMENI, al quale si associa pure il CREVATIX a proposito delle espansioni nervose nelle papille della lingua.

Diamo ora un passo indietro, e facciamoci a considerare di nuovo il decorso delle fibre nervose del plesso follicolare: vediamo come alcune fibre mieliniche, giunte a livello delle anse a forchetta, si ripiegano verso lo strato epiteliale, dove giungono dopo di aver traforata la membrana vitrea con lo strozzamento pre-espansionale. « Questi innervamenti verso l'interno », dice il SERTOLI, « non sono punto artificiali, come asserisce ODENUS, ed anzi posso dire di avere più oltre osservato come le fibre nervose nel dipartirsi dai loro fasci si pieghino, prima di traversare la membrana omogenea, alquanto in basso, formando così delle anse, la cui convessità è rivolta in alto » (p. 565). Lo strozzamento, appena giunto in contatto della guaina epiteliale, si ramifica abbondantemente a varie altezze, mantenendo però sempre le sue ramificazioni molto superficiali, per dar luogo lungo il loro cammino a numerosi e caratteristici menischi tattili, situati trasversalmente rispetto alle

formazioni foreute, e quindi alla membrana vitrea. Ciò ha suggerito al LEFÉBURE che « ... les éléments nerveux sont soumis et obéissent à une sorte de tropisme, au lieu de subir simplement l'influence de la morphologie des éléments voisins: car, dans l'épiderme, ils sont parallèles à la vitrée, pour être, comme ici, horizontaux » (1908, 1, p. 152).

Il DIETL descrisse già come le fibre nervose, giunte nel terzo superiore della guaina congiuntiva, si ripiegavano verso la vitrea e, perforandola, si andavano a terminare con piccoli rigonfiamenti oblungli tra i primi tre strati di cellule della guaina epiteliale esterna; e come il DIETL e il SERTOLI, altri osservatori asserirono, che tutte le fibre nervose traversavano la vitrea per terminarsi nella guaina epiteliale esterna (MOJSISOWICZ, MERKEL, BONNET, RICHARDI), mentre LEYDIG, ODENIUS, JOBERT, REDTEL, VAN GEHUCHTEN non videro mai nervi penetrare in questo strato, e credettero che si fermassero tutti sulla vitrea: RETZIUS una volta sola vide fibrille nervose nella guaina epiteliale. Ma oramai non v'ha dubbio sulla esistenza di esse, per quanto possa esservi qualche disparere circa alla loro esatta topografia, giacchè non solo si limitano alla regione più alta del follicolo, ma danno origine a menischi, che si spingono anche più in basso, come hanno riscontrato SZYMONOWICZ e VAN DE VELDE.

La Fig. 9 ci mostra alcune fibre delle anse a forchetta, e la posizione che, rispetto ad esse, prendono i menischi tattili sottostanti: alcuni si trovano alquanto più in basso, e ciò in relazione alla esistenza di speciali cellule ramificate che, cominciando a presentarsi diradate verso l'altezza del corpo conico, si fanno sempre più abbondanti al di sopra di questo, fino a divenire così stipate, da costituire quasi da sole lo strato più esterno della guaina epiteliale (Fig. 15). Con i loro prolungamenti queste cellule si mettono in relazione fra di loro, in maniera da costituire, come ben notava il SERTOLI, « una specie di rete, nelle cui strette maglie si trovano due a quattro cellule cilindriche della guaina esterna » (p. 566). Specialmente sviluppati questi elementi sono nei follicoli tattili a seni sanguigni dell'*Arvicola arvalis*, come mostrano le Fig. 15, 18, nelle quali le fibre nervose sembrano mettersi in rapporto di quelle cellule ramificate, in maniera da dar loro l'apparenza di tante foglioline col loro picciolo e la loro nervatura mediana.

Io però non saprei come attribuir loro una natura nervosa, ma piuttosto le omologherei alle cellule di Langerhans,

che, dopo le idee manifestate dal PALADINO (1) fin dal 1871 nelle sue ricerche sui nervi delle labbra, e generalmente seguite dai più autorevoli osservatori, bisogna piuttosto ritenere quali giovani cellule epiteliali, così modificate in rapporto forse alla loro funzione di cellule di sostegno o di protezione. Questo fatto trova conferma negli altri animali da me presi in esame, nei quali esistono in contatto di queste cellule delle speciali espansioni nervose sotto forma di menischi, a struttura eminentemente fibrillare e reticolare, come mostra la Fig. 16, tolta dal *Myoxus avellanus*; anche qui esistono a contatto di essi cellule epiteliali modificate, sebbene in maniera diversa che nell'*Arvicola arvalis*, presentandosi più regolari e a protoplasma come vacuolare.

Corrispondono alle cellule tattili del MERKEL (Tastzellen), così dette da quest'autore perchè pensava che contenessero nel loro interno i menischi tattili e fossero quindi di natura nervosa; ma l'idea da esso seguita, e più recentemente dal LEONTOWITSCH sostenuta, è risultata illusoria, tenendo conto che in fondo quelle cellule non differiscono affatto dalle altre cellule epiteliali (RANVIER), ed anche perchè i menischi non sono contenuti nel loro protoplasma (VAN DE VELDE), ma vi sono semplicemente addossati. E ciò in accordo con i risultati che nel 1897 il SZYMONOWICZ L. (1) riuscì ad ottenere nelle cellule tattili dei corpuscoli di GANDRY, ed in opposizione a quelli del DOGIEL e WILLANEN circa più intimi rapporti tra menischi e cellule tattili.

Ad esse il BONNET ricusò dapprima la natura cellulare, ma più tardi le riconobbe quali vere cellule e la loro funzione, stando all'ipotesi del RANVIER, sarebbe quella di cellule ghiandolari. « ... destinées à mettre en action, sous l'influence de la pression, un agent special, physique ou chimique, qui exciterait le disque tactile. » (1. p. 910; 2. p. 698), e secondo il BOTEZAT avrebbero un ufficio protettivo.

Inclinando per quest'ultima ipotesi, dobbiamo escludere ogni loro funzione sensitiva e definitivamente abbandonare le idee con tanto calore sostenute dagli HOGGAN a loro riguardo. L'ufficio di ricevere le impressioni sensitive va ricercato nei menischi tattili, che rappresentano le vere espansioni nervose sotto forma di reti fibrillari, intercalate lungo le numerose ramificazioni delle fibre midollate, e non già nelle anse che, partendosi dai corpuscoli nervosi superficiali « de forme étoilée généralement un peu irrégulière », si dirigevano, secondo la descrizione del RICHIARDI, a traverso gli

strati delle cellule epiteliali per ritornare verso la superficie e fondersi con altri corpuscoli nervosi. Non già che queste anse manchino, chè anzi io le ho potute seguire in qualche caso fin negli strati più interni della guaina stessa, ma esse rappresentano solo alcuni fra i rami delle fibre mieliniche che, spingendosi più all'interno, finiscono però sempre, come quelli, in espansioni menischiformi superficiali, vale a dire nelle vere e sole espansioni sensitive.

Contro all'opinione del BOTEZAT, TELLO e VAN DE VELDE io ho visto qualche volta partire da esse delle sottilissime fibrille, che le mettono in intimo rapporto fra di loro, pur non potendo ammettere che sien riunite in un vasto sistema continuo alla maniera del RANVIER e dell'OSTROUMOW. Però i miei risultati bastano ancora una volta per dimostrare, contro all'opinione dei più, che gli elementi nervosi alla loro periferia finiscono per assumere fra di loro quei rapporti di continuità, che sono stati dimostrati anche per gli elementi dei centri nervosi, dove non semplici contatti, ma, come risulta dalle ricerche del Prof. PALADINO e da quest'illustre osservatore ultimamente riassunte in una pregevolissima memoria (2), vere anastomosi si riscontrano.

Delle scarse fibre amieliniche, penetrando fra lo strato dei menischi, sembrano costituire un delicato reticolo a larghe maglie, anzichè terminarsi a punte libere fra le cellule epiteliali. Mai espansioni nervose ho potuto riscontrare nelle guaine più interne dei follicoli piliferi, sì che è lecito supporre che le impressioni esterne sian ricevute per compressione dell'asta del pelo e quindi dalle zone sovrastanti a quelle dei menischi; oppure, come riportano PREXANT, BOUX (p. 627), « grace à une propriété conductrice des cellules de la tige et de ses gaines. » (LEFÉBURE, 1, p. 158).

Rimane però sempre sotto discussione quale funzione sensitiva spetti alle espansioni nervose descritte nelle varie guaine ed alle varie altezze dei follicoli piliferi, perchè non esistono ancora esperienze fisiologiche sufficienti, dirette a questo scopo. Possiamo solo dire in generale che i peli, dopo le esperienze del KIESOW e FREY, sian degli organi deputati al senso della pressione e soprattutto della trazione, e che la squisitezza di queste sensazioni, più che ad una eccezionale specializzazione degli apparati nervosi espansionali, sia dovuta alla straordinaria ricchezza ed alla maniera distributiva di essi. « Les gaines épithéliales des poils, riches en ménisques tactiles et en terminaisons en bouton, en réseau, pa-

raissent nous renseigner surtout sur les phénomènes mécaniques aux quels sont soumis les poils (frôlements qui provoquent une sensation de chatouillement, tractions, ect). Cela est certain en ce qui concerne les poils tactiles des Chéiroptères, de la Taupe, du Chat, et très probable pour les poils (innervés d'une manière analogue) de l'Homme. » (LEFÉBURE 1908, 2, p. 396).

Considerando più particolarmente le fibre a forchetta sembra doversi attribuir loro una funzione analoga a quella esercitata dai corpuscoli di Pacini, per la loro reciproca rassomiglianza e posizione; ad ogni modo fa meraviglia il pensare come il RANVIER le abbia destituite di ogni valore sensitivo, per riporlo tutto, come il SERTOLI, nello strato dei menischi. Credo anzi, dato il numero straordinario, che esse sostituiscano i corpuscoli di Pacini, dove questi mancano, risentendo sia le impressioni tattili che vi si esercitano per via dell'asta del pelo, e sia direttamente sulla superficie cutanea. Sotto questo punto di vista rimane anche meglio spiegato il loro esuberante sviluppo nelle grandi labbra vulvari, dove potrebbero assumere il valore di espansioni voluttuose.

All'anello nervoso dei peli di passaggio sembra doversi attribuire lo stesso significato delle fibre a forchetta per i reciproci rapporti e somiglianza di struttura, tanto più quando si pensi che le due formazioni si sostituiscono a vicenda nei peli ordinari: a quello dei follicoli a spazi sanguigni sembra doversi aggiungere un valore vascolare per i rapporti che molte fibre amieliniche assumono con le pareti dei capillari.

Gli altri apparati nervosi al di sopra delle ghiandole sebacee paiono destinati, data la loro posizione superficiale, ad aumentare la estensione sensibile della cute.

Ma lasciando da parte considerazioni, che non potrebbero essere appoggiate da un corredo di fatti positivi, giacchè « sul significato fisiologico di queste espansioni periferiche nulla sappiamo di preciso oltre il fatto che esse sono organi destinati a raccogliere gli stimoli sensitivi... » (CECCHERELLI, 1908), dando uno sguardo sintetico alle pagine che precedono, siamo lieti di aver potuto constatare la base anatomica, che tanta importanza biologica conferisce ai peli tattili.

Dall'Istituto d'Istologia e Fisiologia Generale della R. Università di Napoli, diretto dal PROF. GIOVANNI PALADINO.

Bibliografia

1876. Arnstein, C. — Die Nerven der behaarten Haut: *Sitzungsb. Akad. Wien*, 74 Bd. 3 Abth. p. 203, Taf. 1-3.
1871. Beil, — Ueber die Nervenendigungen in den Haarbälgen einiger Tasthaare: *Inaug. Diss. Göttingen*.
1885. Blaschko, Hr. — Zur Lehre von den Druckempfindungen: *Arch. (Anat.) Phys. Jahrg. 1885*, p. 349.
1895. Böhm, A. — Lehrbuch der Histologie des Menschen: *Wiesbaden*, p. 316.
1878. Bonnet, R. — Studien über die Innervation der Haarbülge der Hausthiere: *Morph. Jahrb. 4 Bd.* p. 329, Taf. 17-19.
1897. Botezat, E. — 1. Die Nervenendigungen an den Tasthaaren von Säugethieren: *Arch. Mik. Anat.* 50 Bd. p. 142, Taf. 9, 10.
1901. — — 2. Despre structura meniscilor tactili din pielea mamiferelor: *Bul. Soc. Sc. Bucarest. Anat.* 10, p. 397, Tav. 1.
1903. — — 3. Ueber die epidermoidalen Tastapparate in der Schnauze des Maulwurfs und anderer Säugethiere mit besonderer Berücksichtigung derselben für die Phylogenie der Haare: *Arch. Mikr. Anat.* 61 Bd. p. 730, Taf. 31-32.
1907. — — 4. Die fibrilläre Struktur von Nervenendapparaten in Hautgebilden: *Anat. Anz.* 30 Bd. p. 321.
1870. Burkart, R. — Ueber Nervenendigungen in den Tasthaaren der Säugethiere: *Centralbl. Med. Wiss.* 33 Bd. p. 514.
1908. Ceccherelli, G. — Contributo alla conoscenza delle espansioni nervose di senso nella mucosa del cavo orale e della lingua dell'uomo: *Internat. Monatschr. Anat. Phys.* 25 Bd. p. 273, Taf. 10-19.
1902. Crevatin, F. — Sulle espansioni nervose nelle papille linguali e cutanee degli uccelli: *Rend. Accad. Sc. Bologna (N.S.)* Vol. 6. p. 90.
1871. Dietl, M. J. — 1. Untersuchungen über Tasthaare: *Sitzungsb. Akad. Wiss.* 64 Bd. 1. Abth. p. 62, Taf. 1-2.
1872. — — 2. Untersuchungen über Tasthaare: *ibid.* 66 Bd. 3 Abth. p. 62, Taf. 1.
1873. — — 3. Untersuchungen über Tasthaare: *ibid.* 68 Bd. 3 Abth. p. 213, Taf. 1.
1900. Dogiel, A. S.-Willanen, K. — Die Beziehungen der Nerven zu den Grandry'schen Körperchen: *Zeit. Wiss. Z.* 67 Bd. p. 349, Taf. 20.
1909. Ducceschi, V. — 1. Gli organi della sensibilità cutanea nei Mammiferi: *Arch. Fis. Firenze. Vol. 7.* p. 327, Tav. 1-3.

1910. D u c c e s c h i, V. — 2. Investigaciones anatómicas y fisiológicas sobre los aparatos sensitivos del cutis humano: *Trab. Lab. Fis. Univ. Córdoba, Tomo 1* (2) p. 129, *Lamina 1-4*.
1911. — — 3. Osservazioni anatomiche e fisiologiche sopra gli apparati sensitivi della cute umana: *Arch. Fis. Firenze, Vol. 9, p. 241, Tav. 1-4*.
1900. F r e y, M. — K i e s o w, F. r. — Fonctions des corpuseules du tact: *Arch. Ital. Biol. Vol. 33, p. 225*.
1851. G e g e n b a u r, C. — Untersuchungen über die Tasthaare einiger Säugethiere: *Zeit. Wiss. Z. 3 Bd. p. 13, Taf. 2*.
1892. v. G e h u c h t e n, A. — 1. Contributions à l'étude de l'innervation des poils: *Anat. Anz. 7 Bd. p. 341*.
1893. — — 2. Les nerfs des poils: *Mém. Acad. Belgique, Tome 49, p. 3, Plc. 1, 2*.
1883. H o g g a n, G. — F. r. E. l. — 1. On some Cutaneous Nerve-terminations in Mammals: *Journ. Linn. Soc. Z. Vol. 16, p. 546, Plt. 13-16*.
1883. — — 2. Étude sur les terminaisons nerveuses dans la peau: *Journ. Anat. Phys. Tome 19, p. 377, Plc. 16-17*.
1893. — — 3. Forked nerve endings on Hairs: *ibid. (N.S.) Vol. 7, p. 224, Plt. 12*.
1884. H o g g a n, G. — New Forms of nerve terminations in mammalian skin: *Journ. Anat. Phys. Vol. 18, p. 182, Plt. 8-9*.
1896. H o l m g r e n, E. — Zur Kenntniss des Hautnervensystems der Arthropoden: *Anat. Anz. 12 Bd. p. 449*.
1889. K o l l i k e r, A. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen: *1 Bd. p. 238*.
1899. K s j u n i n, P. — Zur Frage die Nervenendigungen in den Tast- oder Sinushaaren: *Arch. Mikr. Anat. 54 Bd. p. 403, Taf. 22-23*.
1872. J o b e r t, M. — 1. Études d'anatomie comparée sur les organes du toucher chez divers Mammifères, Oiseaux, Poissons et Insectes: *Ann. Sc. Nat. Z. (5) Tome 16, Art. 5, Plc. 3-5*.
1872. — — 2. Sur l'innervation des poils tactiles: *L'Institut, Sect. 1, 40. Année*.
1874. — — 3. Recherches sur les organes tactiles des rongeurs et des insectivores: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 78, p. 1058*.
1875. — — 4. De poils considérées comme agentes tactiles chez l'homme: *Gaz. Med. Paris, p. 74*.
1875. — — 5. Recherches sur les organes tactiles de l'homme: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 80, p. 274*.
1908. L e f é b u r e, M. — 1. Innervation des poils chez l'homme: *Bibl. Anat. Tome 18, p. 142*.
1908. — — 2. Considérations sur la physiologie des terminaisons nerveuses sensitives de la peau: *Journ. Anat. Phys. Tome 44, p. 382*.

1909. L e f é b u r e, M. — **3.** À propos de l'innervation des poils chez l'homme: *Bibl. Anat. Tome 18*, p. 241.
1909. — — **4.** Les terminaisons nerveuses dans la peau du sein au dehors de mammelon: *Journ. Anat. Phys. Tome 45*, p. 339.
1859. L e y d i g, F. — Ueber die äusseren Bedeckungen der Säugethiere: *Arch. Anat. Phys. Wiss. Med. 35 Bd.* p. 677. *Taf. 19-20.*
1901. L e o n t o w i t s c h, A. — Die Innervation der menschlichen Haut: *Internat. Monatschr. Anat. Phys. 18 Bd.* p. 142, *Taf. 6-11.*
1878. L o e w e, L. — Bemerkungen zur Anatomie der Tasthaaren: *Arch. Mikr. Anat. 15 Bd.* p. 41, *Taf. 3.*
1906. L o n d o n, E. S. — Pesker, D. J. — Ueber die Entwicklung des peripheren Nervensystems bei Säugethiere (weissen Mäusen): *Arch. Mikr. Anat. 67 Bd.* p. 303. *Taf. 20-22.*
1901. M a j o c c h i, D. — **1.** Intorno alle terminazioni dei nervi nei peli dell'uomo e di alcuni mammiferi: *Rend. Accad. Sc. Bologna (N. S.) Vol. 5*, p. 124.
1910. — — **2.** Il pelo come organo di tatto e l'innervazione del medesimo secondo il Malpighi e secondo le ricerche dei moderni: *Mem. Accad. Sc. Bologna (N.S.) Tomo 7. Suppl.* p. 39.
1686. M a l p i g h i, M. — De externo tactus organo: *Opera Omnia, Londini, Tomus 2*, p. 21.
1875. M e r k e l, Fr. — **1.** Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthiere und beim Menschen: *Arch. Mik. Anat. 11 Bd.* p. 636. *Taf. 42-43.*
1880. — — **2.** Ueber die Endigung der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere: *Rostock*, p. 1, 214, *Taf. 1-15.*
1875. M o j s i s o w i c s, A. — Ueber die Nervenendigung in der Epidermis der Säugethiere: *Sitzungsab. Akad. Wien. 71 Bd. 3 Abth.* p. 242, *Taf. 1.*
1866. O d e n i u s, M. V. — Beitrag zur Kenntniss des anatomischen Baues der Tasthaare: *Arch. Mikr. Anat. 2 Bd.* p. 436, *Taf. 22.*
1894. O r r ù, E. — La terminazione nervosa nei peli: *Boll. Accad. Med. Roma, Anno 19*, p. 762.
1895. O s t r o u m o w, P. — Die Nerven der Sinushaare: *Anat. Anz. 10 Bd.* p. 781.
1871. P a l a d i n o, G. — Lanzillotti-Buonsanti, Al. — Sulla minuta struttura e sulla fisiologia dei peli tattili: *Bull. Assoc. Nat. Med. Napoli. Anno 2, N. 7*, p. 87.
1871. P a l a d i n o, G. — **1.** Sulla terminazione dei nervi cutanei delle labbra: *Bull. Assoc. Nat. Med. Napoli. Anno 2, N. 10* p. 3.
1911. — — **2.** La dottrina della continuità nell'organizzazione del nervo nei vertebrati ed i mutui ed intimi rapporti tra nervaglia e cellule e fibre nervose: *Ann. Neurol. Vol. 29*, p. 139; *Rend. Ac-*

- cad. Sc. Napoli. Vol. 17. p. 302; Arch. Ital. Biol. Tome 56. p. 225. Plc. 1-3.*
1911. Prenant, A. — Bonin, P. — *Traité d'Histologie: Paris. Reinwald. Tome 2. p. 624.*
- 1875-1882. Ranvier, L. — **1.** *Traité technique d'Histologie: Paris, Savy. p. 914.*
1880. — — **2.** *Nouvelles recherches sur les organes du tact: C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 91. p. 701.*
1880. — — **3.** *Nouvelles recherches sur les organes du tact: ibid. p. 1037.*
1873. Redtel, A. — *Der Nasenaufsatz des Rhinolophus hipposciurus: Zeit. Wiss. Z. 23 Bd. p. 254. Taf. 11.*
1878. Renaut, F. — **1.** *Article: Nerveux (système): Dictionnaire encyclopédique de Dechambre.*
1893. — — **2.** *Traité pratique d'histologie: Paris. Bataille. Tome 2.*
1892. Retzius, G. — **1.** *Ueber die Nervenendigungen an den Haaren: Biol. Unters. 1 Bd. p. 45. Taf. 15-16.*
1894. — — **2.** *Ueber die Endigungsweise der Nerven an den Haaren des Menschen: Bibl. Unters. 6 Bd. p. 61. Taf. 25.*
1883. Richiardi, S. — *Sur la distribution des nerfs dans le follicule des poils tactiles à appareil vasculaire érectile chez le boeuf: Arch. Ital. Biol. Tome 4. p. 280.*
1898. Ruffini, A. — **1.** *Sur la présence des nerfs dans les papilles vasculaires de la peau de l'homme: Arch. Ital. Biol. Tome 18. p. 435.*
1905. — — **2.** *Sur les expansions nerveuses de la peau: Rev. Histologie. Tome 1. p. 419.*
1908. — — **3.** *Riflessioni sulla nota del Dott. F. TELLO: « La régénération dans les fuseaux de Kühne »: Atti Accad. Fisiocritici, Siena. (4) Vol. 20. p. 69.*
1887. Schwalbe, G. — *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane: Erlangen. p. 30.*
1871. Schöbl, J. — *Die Flughaut der Fledermäuse, namentlich die Endigung ihrer Nerven: Arch. Mikr. Anat. 7 Bd. p. 1. Taf. 1-5.*
1871. — — **2.** *Das äussere Ohr der Mäuse als wichtiges Tastorgan: ibid. 7 Bd. p. 260. Taf. 21-24.*
1872. — — **3.** *Das äussere Ohr des Igels als Tastorgan: ibid. 8 Bd. p. 295. Taf. 11.*
1873. — — **4.** *Ueber die Nervenendigung an den Tasthaaren des Säugethiere, sowie über die feinere structur derselben: ibid. 9 Bd. p. 197. Taf. 11-12.*
1791. Sennebier, J. — *Compte rendu des expériences de Spallanzani: Journ. Physique. Tome 44. p. 318.*

1872. Sertoli, E. — Sulla terminazione dei nervi nei peli tattili: *Rend. Istit. Lombardo* (2) Vol. 5, p. 565.
1900. Sframeli, P. — Le terminazioni nervose delle papille cutanee e dello strato subpapillare nella regione plantare e nei polpastrelli del cane, del gatto e della scimmia: *Annal. Fréniatr.* Vol. 10, p. 225, Tav. 1-3.
1794. Spallanzani, L. — 1. Lettere sopra il sospetto di un nuovo senso dei Pipistrelli: *Torino*.
1826. — — 2. Opere: *Milano*. Vol. 5, p. 209.
1911. Stefanelli, A. — Contributo alla più intima conoscenza dei rapporti tra le piastre motrici: *Monit. Z. Ital.* Vol. 22, p. 161. Tav. 3.
1872. Stieda, L. — 1. Die angeblichen Terminalkörperchen an den Haaren einiger Säugethiere: *Arch. Mikr. Anat.* 8 Bd. p. 274.
1873. — — 2. Zur Kritik der Untersuchungen Schöbl's über die Haare: *ibid.* 9 Bd. p. 795.
1897. Szymonowicz, L. — 1. Ueber den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel: *Arch. Mikr. Anat.* 48 Bd. p. 329, Taf. 11.
1900. — — 2. Trattato d'Istologia-Anatomia Microscopica, *Milano*, Vallardi, p. 341.
1909. — — 3. Ueber die Nervenendigungen in den Haaren des Menschen: *Arch. Mik. Anat.* 74 Bd. p. 622, Taf. 29-30.
1895. Szymonowicz, W. — Beiträge zur Kenntniss der Nervenendigungen in Hautgebilden: *Arch. Mik. Anat.* 45 Bd. p. 624, Taf. 33-34.
1905. Tello, F. — 1. Terminaciones sensitivas on los pelos y otros órganos: *Trab. Lab. Investig. Biol. Madrid*. Tomo 4, p. 49.
1907. — — 2. La régénération dans les fuseaux de Kühne: *Trab. Lab. Investig. Biol. Madrid*, Tomo 5, p. 227.
1902. Tretjakoff, D. — 1. Zur Frage der Nerven der Haut: *Zeit. Wiss. Z.* 71 Bd. p. 625, Taf. 31-32.
1911. — — 2. Die Nervenendigungen an den Sinushaaren des Rindes: *Zeit. Wiss. Z.* 97 Bd. p. 314, Taf. 15-18.
1909. Van de Velde, E. — Die fibrilläre Struktur der Nervenendorgane: *Internat. Monatschr.* 26 Bd. p. 225, Taf. 11-13.
1911. Zaczek, J. — Ueber eine neue Form der Nervenendigungen in den Sinushaaren der Pferde: *Bull. Acad. Sc. Cracovie.* (B) 9 Bd. p. 724, Taf. 1.

Spiegazione delle Tavole 6-8.

Tavola 6.

- Fig. 1. — Espansioni forente intorno al follicolo pilifero di un pelo delle grandi labbra vulvari di gatta gravida. Oc. 4 comp. 1" 15 Kor.
2. — Idem; si nota la fibra mielinica *n.* dare origine all'anello nervoso in forma di reticolato circolare. Oc. 4 comp. 1" 15. Kor.
3. — Espansioni forente e reticolato circolare nei peli della vulva di gatta. Oc. 6 comp. 1" 15 Kor.
4. — Pelo ordinario nel labbro superiore di *Myoxus arctanarius*. Oc. 6 comp. 1" 15 Kor.
5. — Pelo di passaggio nelle grandi labbra vulvari della gatta. Oc. 6 comp. 1" 15 Kor.
6. — Formazione forenta nei peli a spazi sanguigni del labbro superiore di *Myoxus arctanarius*. Oc. 4 comp. 1" 15 Kor.
- » 7. — Ramificazione a forchetta di una fibra mielinica nei peli tattili a corpi cavernosi del lobo superiore dell'*Arvicola arvalis*. Vi si notano delle fibrille ultra espansionali, che mettono in intimo rapporto fra loro i rami gemelli della formazione forenta. Oc. 6 comp. 1" 15 Kor.
- » 8. — Espansione nervosa nello strato connettivo compatto dei peli a spazi sanguigni del labbro superiore di *Arvicola arvalis*. Oc. 4 comp. 1" 15 Kor.
- » 9. — Reciproca posizione delle formazioni forente e quella dei menischi sottostanti nei peli a corpi sanguigni del labbro superiore di *Myoxus arctanarius* Oc. 4 comp. 1" 15 Kor.

Tavola 7.

- Fig. 10. — Formazione forenta nei peli a corpi spugnosi del labbro superiore di *Arvicola arvalis*. Oc. 6 comp. 1" 15. Kor.
- » 11. — Ramificazioni a forchetta nei peli a seni sanguigni del labbro superiore di *Myoxus arctanarius*. Oc. 4 comp. 1" 15. Kor.
- » 12. — Ramificazioni a forchetta nei follicoli a corpi spugnosi del labbro superiore di *Arvicola arvalis*. Oc. 6 comp. 1" 15. Kor.
- » 13. — Follicolo di passaggio nel labbro superiore di *Felis catus*: *n.*, *n.*, fibrille ultra-espansionali, che mettono in diretto ed intimo rapporto rami provenienti da fibre diverse. Oc. 8 comp. 1" 15 Kor.
- » 14. — *Myoxus arctanarius*; plesso espansionale intorno alla guaina epiteliale dello sbocco follicolare, proveniente da fibre mieliniche discendenti. Follicolo a spazi sanguigni del labbro superiore. Oc. 4 comp. 1" 15 Kor.
- » 15. — Distribuzione dei nervi nella guaina epiteliale esterna, e loro rapporto con speciali cellule ramificate. Follicolo a corpi cavernosi del labbro superiore di *Arvicola arvalis*. Oc. 4 comp. 1" 15 Kor.

Fig. 16. — Labbro superiore di *Myoxus arellanarius*, follicolo a spazi sanguigni: maniera di originarsi dei menischi dalle fibre midollate. Oc. 6 comp. 1"/15. Kor.

Tavola 8.

- 17. — Maniera di distribuirsi dei nervi nei peli tattili a spazi sanguigni del labbro superiore di un neonato di *Myoxus arellanarius*. Oc. 4 comp. 1"/15 Kor.
- 18. Vista d'insieme dei varii rapporti espansionali nervosi intorno ad un follicolo pilifero a corpi cavernosi nel labbro superiore di *Arvicola arvalis*: *r*, plesso dello sbocco follicolare, proveniente da una fibra mielinica discendente; fibre nervose discendenti (*a*) ed ascendenti (*b*), che vanno a costituire il fitto anello nervoso (*c*) al disopra delle forchette (*d*). Oc. 4 comp. 1"/15. Kor.
- 19. — Follicolo di passaggio nelle sopracciglia del gatto; vi si nota la sezione trasversa dell'anello connettivo (*a*) dentro il quale scorrono le fibre nervose; *f*, *f*, ramificazioni foreute ripiegate in giù; le altre fibre costituiscono il reticolato circolare. Oc. 4 comp. 1"/15 Kor.
- 20. — *Cavia cobaya*: maniera di espandersi di alcune fibre midollate (*f*), che, oltrepassando le formazioni foreute, si vanno ad anastomizzare per mezzo dei loro numerosissimi rami con l'anello nervoso sovrastante. Follicolo a spazi sanguigni del labbro superiore. Oc. 4 comp. 1"/15 Kor.
- 21. — Labbro superiore di *Felis catus*: espansioni foreute sulla membrana vitrea dei follicoli a spazi sanguigni; *a*, *a*, ultra espansionali. Oc. 6 comp. 1"/15 Kor.

Contribuzioni alla conoscenza dei Collemboli italiani.

I. La tribù degli *Achorutini* (B. (1906)

del

Dott. Ernesto Caroli

Assistente nell'Istituto Zoologico della R. Università
Napoli

con le tavole 9-11

Gli *Achorutini*¹⁾ costituiscono una delle due tribù in cui il BÖRNER (1906) divide la sottofamiglia degli *Achorutinae* (*Poduridae*), e comprendono tutte le forme che ancora pochi anni or sono venivano raggruppate nel genere *Neanura*. Mancano tutti di *furcula* e si distinguono dall'altra tribù, gli *Pseudachorutini*, principalmente

¹⁾ In luogo dei nomi *Neanurini* e *Neanura*, già adoperati in una breve comunicazione sullo stesso argomento (1910), uso qui quelli di *Achorutini* e *Achorutes*, essendomi convinto della giustezza delle ragioni addotte dal BÖRNER (1906) in favore di questo cambiamento di nomenclatura. Mentre alcuni, tra cui il LINNANIEMI (1911), hanno già adottata questa nuova denominazione, altri non l'accettano, perchè sostengono, come p. es. il CARPENTER (1909), che il trasportare il nome *Achorutes* dal genere che lo ha avuto per molti anni, ad un altro, finora conosciuto col nome di *Neanura*, può dar luogo a confusione. La prima non mi pare ragione sufficiente, perchè anche altri nomi, consacrati da ben più lungo uso e più diffusi di quanto non siano quelli di *Achorutes* e *Neanura*, sono stati cambiati, quando ciò è stato riconosciuto giusto. Che possano nascere confusioni, è vero, come lo dimostra il caso dell'IMMS, il quale, in un suo recentissimo lavoro (1912), nel dare il catalogo dei Collemboli orientali, mentre adotta il nome di sottofamiglia *Hypogastrurinae*, ultimamente stabilito dal BÖRNER (1906), conserva quelli più antichi di *Achorutinae* e *Neanurinae*, senza accorgersi che il BÖRNER chiama ora *Hypogastrurinae* gli *Achorutinae* di una volta, e che invece sostituisce quest'ultimo nome a quello di *Neanurinae*; in tal modo l'IMMS ha creata una sottofamiglia artificiale (*Achorutinae*), in cui, accanto a forme che spettano agli *Hypogastrurinae*, vengono a trovarsene altre, come *Protanura kravtchinskii*, *Achorutes lipaspis* ecc., che spettano agli *Achorutinae* nel significato attuale del termine, e che l'IMMS avrebbe logicamente dovuto collocare insieme alle sue *Neanura*. Ma per evitare confusioni di tal sorta basta un po' d'accuratezza, e porre accanto al nome più recente quello più antico, oppure farlo seguire dal nome dell'Autore e dalla data.

pel 6° segmento addominale relativamente grande, con la *valvula supraanalis* biloba e sporgente oltre le *valvulae infraanales*, e per i caratteristici rilievi, o tubercoli, che portano sul capo e sul tronco.

Descriverò partitamente nelle diverse specie questi tubercoli, che con la loro forma, struttura, numero e disposizione, offrono buoni e costanti caratteri diagnostici; intanto fo precedere qui alcuni cenni generali, avvertendo però che quanto espongo non ha valore assoluto, ma si riferisce soltanto alle forme da me studiate.

Un tubercolo, tipicamente, è un rilievo emisferico, il cui tegumento è coperto di granuli più o meno conici, più grandi di quelli del resto del corpo, e a loro volta fittamente ricoperti di granuli più piccoli, in modo da sembrare irti di tante piccole punte, o crenati ¹⁾. Dalla base di una grande e robusta setola, impiantata nel mezzo del tubercolo, partono cinque o sei (più di rado sette) coste chitinee, più o meno larghe, che corrono fino alla base del tubercolo a mo' di meridiani, dividendolo in altrettanti segmenti; per modo che tutto il tubercolo assume l'apparenza di una figura rosetiforme, o, nei casi di maggiore convessità, di una mezza arancia divisa in spicchi ²⁾. Nelle specie in cui i granuli non sono molto grandi, le coste sono visibili in tutto il loro percorso (Fig. 10); in altre i granuli possono raggiungere tale sviluppo da protendersi sulle coste e nasconderle in parte (Fig. 16); le coste, infine, possono mancare, ed allora i tubercoli sono divisi in segmenti per mezzo di solchi stretti e profondi (Fig. 23). In qualche specie i tubercoli, pel più forte sviluppo dei granuli posti alla loro periferia, perdono la loro convessità e diventano invece depressi al centro e rilevati al margine (Fig. 16), assumendo quasi l'aspetto di una corolla, i cui petali sono rappresentati dai segmenti.

Non tutti i tubercoli però hanno una forma così regolare. Alcuni sono incompleti, cioè mancano di alcuni segmenti; talvolta non ne hanno affatto, e sono rappresentati soltanto dalla setola centrale. La maggior parte poi, oltre alla lunga setola centrale,

¹⁾ Questa granulazione secondaria, non è limitata solo ai granuli dei tubercoli, ma si riscontra su tutto il tegumento; quindi anche sugli altri granuli e sugli spazi compresi tra questi, e si estende persino alla clava di senso del 4.° articolo antennale ed alla fossetta in cui son posti i due bastoncini di senso dell'organo antennale III.

²⁾ La figura di un tubercolo di *Achorutes muscorum* fu data con sufficiente esattezza dal TULLBERG (1872, taf. 12, fig. 20).

ne hanno una o due più brevi al margine, e alcuni portano inoltre una sottile setola di senso: ora queste altre setole possono a loro volta essere impiantate su piccoli tubercoli addossati e fusi col tubercolo principale, la cui regolarità viene così turbata. In alcune specie (Fig. 16 e 19) i tubercoli hanno un aspetto affatto speciale, dipendente da ciò, che le coste al margine anteriore si prolungano oltre la base del tubercolo e si intrecciano costituendo un reticolo di forma approssimativamente triangolare, estendentesi quasi fino a toccare il limite anteriore del rispettivo segmento del tronco. Maggiori alterazioni subisce infine la forma dei tubercoli quando due o più di essi sono fusi insieme in un solo grosso tubercolo, nel qual caso è quasi sempre facile riconoscere dal numero delle setole quello dei tubercoli fusi.

Il numero dei tubercoli del capo varia nelle diverse specie, e costituisce così anch'esso un buon carattere diagnostico; ma questa differenza è dovuta a maggiore o minore fusione dei singoli tubercoli, i quali possono quasi sempre essere ricondotti ad un numero fisso. *Achorutes muscorum*, che, tra le specie da me osservate, rappresenta il caso di minor fusione, ne ha dodici, ordinati in tre serie trasversali, con una certa apparenza di disposizione segmentale (Fig. 2). Anteriormente, tra le antenne, un piccolo tubercolo triangolare. In mezzo una fila di cinque: uno grande centrale; due piccoli, con gli ocelli, di lato a questo; due altri esternamente a questi, ai lati del capo. Nell'ultima fila sei: quattro sul rilievo posteriore, e due ai lati di questo, sugli angoli posteriori del capo. Ora questi dodici tubercoli, variamente fusi, ma sempre in maniera costante per ciascuna, li ho ritrovati nelle altre specie. Talvolta il piccolo tubercolo anteriore è fuso col grande mediano (Fig. 6); tal'altra invece esso è indipendente, ma i tubercoli più esterni delle due serie seguenti sono fusi in un solo tubercolo per lato, e i quattro posti sul rilievo posteriore sono anch'essi fusi in due (Fig. 20); si può infine avere il caso che il piccolo tubercolo anteriore, il grande mediano e quelli che portano gli ocelli siano fusi in un solo grande tubercolo che ricopre tutta la parte anteriore del capo, mentre i quattro del rilievo posteriore sono fusi a loro volta a due a due (Fig. 13). Giova pertanto notare che anche nei casi di maggiore indipendenza dei tubercoli del capo, come in *A. muscorum*, qualcuno di essi pare risultare dalla fusione di più, così p. es. il grande tubercolo centrale, come si rileva dalle figure a rosetta che lo costituiscono.

Anche le antenne, sulla parte dorsale del 1° articolo in tutte le specie, e del 4° in alcune, hanno un tubercolo. Quello del 1° articolo (Fig. 6, 13, 18) è fatto di poche maglie, tre o quattro, grandi, inferiori, e due più piccole superiori, con tre setole lunghe; quello del 4°, che non raggiunge mai l'estremità dell'articolo, è fatto di un reticolo a maglie piccole e fitte (Fig. 6 e 13). Nelle specie in cui manca questo tubercolo, i granuli del tegumento sono sempre più sviluppati nel posto corrispondente (Fig. 26). Anche sul 2° articolo vi possono essere uno o due piccoli gruppi di granuli più grandi di quelli circostanti, con una o due setole lunghe, che costituiscono come un abbozzo di tubercolo.

I segmenti del tronco, dal 2° toracico al 5° addominale, portano ciascuno otto tubercoli, disposti in altrettante serie longitudinali, le quali, variando alquanto la denominazione del BÖRNER (1906), distinguerò, procedendo dal mezzo del dorso verso i lati, in: dorsali interne, dorsali esterne, dorsolaterali e laterali. Sul 1° segmento toracico vi sono soltanto sei tubercoli: due dorsali, due dorsolaterali e due laterali. In una specie ve ne sono soltanto quattro, poichè mancano i due dorsali.

Fino al 3° segmento addominale i tubercoli sono sempre tutti indipendenti. Nel 4° segmento possono anche essere tutti indipendenti (Fig. 2), oppure i due dorsali interni possono essere uniti sulla linea mediana; in una specie i due dorsali interni sono liberi, ma il dorsale esterno e dorsolaterale di ogni lato sono fusi in un solo (Fig. 24). Nel 5° segmento quasi sempre i dorsali interni o sono liberi (Fig. 2) o uniti sulla linea mediana (Fig. 11), mentre i rimanenti tre tubercoli di ciascun lato sono fusi in un solo grande tubercolo (BÖRNER, 1906). In una specie però tutti gli otto tubercoli di questo segmento sono fusi in due grandi tubercoli, uno per lato (Fig. 24¹). Il 6° segmento, che può essere visibile dal dorso, oppure nascosto sotto il 5°, termina sempre con quattro lobi, due più grandi al disopra (*valvulae anales*) e due più piccoli al disotto (*valvulae infraanales*) dell'apertura anale. I lobi sopraanali sono costituiti da due grossi tubercoli (più grandi nelle

¹) Un'altra disposizione descrive il BÖRNER (1906) nel genere *Lobella*, in cui i dorsali interni ed esterni sono liberi, e i dorsolaterali e laterali di ciascun lato sono fusi insieme. Non ne ho tenuto conto perchè *Lobella* è una forma esotica, e, come ho già avvertito più sopra, le mie osservazioni si limitano alle specie italiane da me studiate.

forme in cui il 6° segmento è visibile dal dorso), ciascuno dei quali risulta a sua volta dalla fusione di almeno tre, come può rilevarsi dal numero delle figure rosetiformi e delle setole; questi due tubercoli possono essere separati (Fig. 2) o uniti alla loro base (Fig. 11). I lobi sottoanali presentano anch' essi tracce di coste e di divisione in segmenti, ma non raggiungono mai lo sviluppo dei tubercoli dorsali, e mancano inoltre delle lunghe e robuste setole di questi.

Le setole dei tubercoli, che col BÖRNER (1909) possiamo anche chiamare macrochete, si distinguono da quelle delle altre parti del corpo per essere notevolmente più lunghe e grosse, rigide, con la superficie irta di piccole punte che le rendono scabre, e perchè terminano con punta arrotondata ed ottusa, salvo alcune dei tubercoli del capo, e quelle dei tubercoli laterali del tronco, che di solito sono a punta aguzza. La loro lunghezza varia nelle diverse specie; ma nella stessa specie, come abbiamo già ricordato, ogni tubercolo ne ha una centrale più lunga, ed una o due più corte al margine. Si allontanano da questo tipo i tubercoli mediani e, talvolta, i laterali del capo, che hanno setole lunghe e brevi in numero vario e diversamente raggruppate; ma si tratta qui di tubercoli molto modificati, i quali certamente risultano dalla fusione e riduzione di parecchi, come ne è prova il numero delle figure rosetiformi. Un'altra eccezione è costituita dai tubercoli dorsali e laterali del 1° segmento toracico che hanno soltanto la setola centrale; qualche volta anzi i dorsali di questo segmento, come già è stato ricordato, non si sono sviluppati affatto, e sono rappresentati soltanto dalla loro setola centrale. I tubercoli laterali degli altri due segmenti toracici hanno costantemente, in tutte le specie da me osservate, oltre la centrale, due setole più brevi al margine anteriore; nel 2° segmento una di esse è solo di poco più breve della centrale, nel 3° sono tutte e due brevi ed uguali tra loro. I laterali del 4° segmento addominale, oltre le macrochete, hanno lungo il margine ventrale tre o quattro setole sottili e appuntite, non dissimili dalle comuni setole del tegumento.

Oltre le macrochete, i tubercoli dorsali esterni e dorsolaterali dei segmenti toracici 2° e 3°, e i dorsali esterni e laterali dei segmenti addominali 1°-5° hanno una setola di senso, sottile e liscia, inserita al margine interno nei tubercoli dorsali esterni del torace, al margine esterno (rispettivamente inferiore) negli altri (BÖRNER 1906).

Nella fusione di due o più tubercoli vi può essere riduzione del numero delle setole, così p. es. i tubercoli dorsali esterni (Medialhöcker) del 5° segmento addominale, nel fondersi con gli altri tubercoli dello stesso segmento, hanno perduto le loro macrochete conservando soltanto la setola di senso, dalla quale sono rappresentati.

Gli organi di senso antennali degli *Achorutini* (almeno nelle forme da me studiate) presentano una grande uniformità, e sono simili a quelli di *A. muscorum*, descritti dall'ABSOLON (1901) e dal BÖRNER (1902), e poi, con maggiore esattezza, dall'ÄGREN (1903, 1904). Anche di questi per evitare inutili ripetizioni, fo precedere una breve descrizione.

L'organo antennale III (Fig. 7, 14 e 22) è fatto di una fossetta allungata, disposta trasversalmente all'asse dell'articolo, con l'orlo inferiore sollevato nel mezzo a mo' di cresta, e limitata all'estremità rivolta alla parte dorsale dell'articolo da una robusta setola protettiva (Schutzhörste), distinta dalle circostanti setole per la sua grossezza e la forma conica. In questa fossetta sono impiantati, uno accanto all'altro, i due bastoncini di senso (Sinnesstäbchen), i quali, subito dopo il loro punto d'inserzione, si piegano ad angolo e si dirigono con la loro punta verso l'estremità dorsale della fossetta.

Sul 4° articolo antennale vi sono poi tre sorta di sensilli: 1°-Una clava divisa in quattro lobi, posta all'estremità dell'articolo. 2°-Speciali setole dritte e rigide, impiantate in fossette crateriformi, con l'orlo sollevato in un punto a mo' di dente; una di queste è posta all'esterno della clava di senso, le altre sulla faccia ventrale dell'articolo, ma sempre all'estremità di esso. 3°-Setole olfattive (Riechhaaren), grosse, coniche e ricurve: di queste, tanto in *A. muscorum* (Fig. 26) quanto nelle altre specie, ne ho rinvenuto sempre sette od otto: una al lato esterno, sulla stessa linea dell'organo antennale III; una sulla faccia dorsale, ma verso il lato esterno; e cinque o sei al lato interno. Quella del lato esterno e le due distali del lato interno sono impiantate lungo una plica del tegumento che segna il limite del tubercolo, nelle specie in cui questo c'è, e il limite tra i granuli grossi e quelli più piccoli dell'estremità, nelle altre specie.

Il BÖRNER (1906) ha diviso gli *Achorutini* a lui noti in due generi: *Protumura* CB. e *Achorutes* TEMPL., CB., raggruppando

nel primo le specie in cui l'estremità mascellare (Maxillenkopf) è fatta, come in *Anurida*, di un pezzo principale con denti grossi, e di due o tre lamelle finemente dentellate; e nel secondo quelle con estremità mascellare semplice, stilettoforme; e ha suddiviso poi *Protonura* nei due sottogeneri *Protonura* s. str. e *Morulina*; e *Achorutes* nei tre sottogeneri *Achorutes* s. str., *Gnatholonche* e *Lobella*: facendo però notare che possibilmente questi sottogeneri, in avvenire, avrebbero potuto essere elevati a generi, concetto sul quale più tardi (1909) insiste ancor più, e che io accetto pienamente, considerando tutti i sopradetti sottogeneri come generi, come in parte avevo già fatto (1910).

Di sette specie italiane finora a me note di *Achorutini*, tre appartengono al genere *Protonura* e quattro al genere *Achorutes*; e poichè queste ultime presentano differenze nella disposizione e fusione dei tubercoli degli ultimi segmenti addominali, le raggruppo in tre sottogeneri (due dei quali già stabiliti nel 1910) distinti tra loro come risulta dal seguente:

Prospetto dei sottogeneri italiani
del genere **Achorutes**

A. 6° segmento addominale visibile dal dorso. Subg. *Achorutes* s. str.
(Tipo: *A. muscorum* TEMPL.)

B. 6° segmento addominale coperto dal 5°

1. Tubercoli del 4° segmento addominale indipendenti (talvolta i dorsali interni uniti sulla linea mediana); tubercoli dorsali interni del 5° segmento uniti sulla linea mediana; tutti gli altri tubercoli di questo segmento fusi in due grossi tubercoli.

Subg. *Lathriopyga* CAROL.
(Tipo: *A. longisetus* CAROL.)

2. Tubercoli dorsali esterni e dorsolaterali del 4° segmento addominale fusi in un sol tubercolo per parte; tutti i tubercoli del 5° segmento fusi in due grandi tubercoli.

Subg. *Bilobella* NOV.
(Tipo: *A. aurantiacus* CAROL.)

Descrizione delle specie

Genere *Protanura* CB.*Protanura monticellii* CAROL.

(Fig. 1, 6-12)

Sin.: 1910. *Protanura monticellii* CAROL.

Per forma, dimensioni e colore, questa specie (Fig. 1) rassomiglia molto ad *Achorutes muscorum*, con cui può a prima vista esser confusa. Se ne distingue però pei due tubercoli del 6.^o segmento addominale, che sono piccoli e poco sporgenti (Fig. 1, 11), mentre nella suddetta specie sono grandi e sporgono come due lobi quasi sferici (Fig. 2). Inoltre ha un aspetto meno tozzo, perchè il corpo, dopo l'ultimo segmento toracico, si va notevolmente restringendo.

Il tegumento ha granuli non molto grandi, debolmente conici, anzi quasi emisferici, leggermente crenati. I tubercoli, i cui granuli sono di poco più grandi di quelli del restante tegumento, sono divisi e limitati da coste larghe e molto sviluppate. Quelli del tronco (Fig. 10) sono in generale di forma regolare, con base circolare, ma poco convessi. Di solito sono divisi in sei segmenti, e qualcuno di questi può a sua volta esser diviso trasversalmente da una costa secondaria.

Le macrochete sono alquanto più brevi di quelle di *A. muscorum*, più sottili, più affilate all'estremità, e ricoperte di punte più deboli e meno fitte.

Il capo (Fig. 6) relativamente grande, è di forma triangolare, con gli angoli posteriori alquanto arrotondati; la sua lunghezza ¹⁾ è quasi uguale alla larghezza.

Su di esso vi sono undici tubercoli, così distribuiti. Nel mezzo uno grande, romboidale, con le coste formanti un grazioso reticolo, e con quattro macrochete lunghe e sette più corte; l'estremità anteriore di questo tubercolo, che si spinge tra le antenne, corrisponde evidentemente al piccolo tubercolo anteriore triango-

¹⁾ Intendo per lunghezza la distanza, in linea retta, tra l'estremità del cono boccale e il margine posteriore del capo.

lare di *A. muscorum*. Ai lati di questo, due tubercoli più piccoli, stretti ed allungati a mo' di losanga, con una macrocheta lunga al centro e due più brevi alle due estremità; su questi tubercoli son posti gli ocelli, tre per parte, e cioè, due all'estremità anteriore ed uno alla posteriore del rispettivo tubercolo, ma disposti tutti e tre su di una stessa linea, con disposizione uguale a quella descritta dal BÖRNER in *P. kraepelini* (1906). Sul rilievo posteriore quattro, di cui i due interni sono incompleti, con un solo segmento e con una macrocheta lunga ed una breve; i due esterni hanno anch'essi una macrocheta lunga ed una breve. Quattro infine, ai lati del capo: due esternamente ai tubercoli che portano gli ocelli, grandi, di forma irregolare, con tre o quattro macrochete lunghe e quattro o cinque brevi; e due agli angoli posteriori del capo, più piccoli, triangolari, con tre macrochete lunghe ed altrettante brevi.

Le antenne, relativamente lunghe, sono uguali a circa $\frac{2}{3}$ della lunghezza del capo. I quattro articoli stanno fra loro nel seguente rapporto: I: II: III: IV = $1 \frac{3}{4}$: $1 \frac{1}{2}$: 1: $1 \frac{3}{8}$. Oltre al tubercolo del 1° articolo, e a quello rudimentale del 2°, ve n'è un altro anche sul 4°, con maglie strette ed irregolari, ma con coste larghe. L'organo antennale III (Fig. 7) ha la fossetta più angusta ed i bastoncini di senso più piccoli che in *A. muscorum*; invece la setola protettiva è più robusta e fortemente conica. I sensilli del 4.° articolo sono uguali in tutto a quelli di *A. muscorum*.

Il cono boccale è molto prominente; il labbro superiore ha l'estremità tronca. I pezzi boccali sono molto robusti; le mandibole son fatte sul tipo di quelle di *Anurida maritima*, con sette ad otto piccoli denti all'estremità, e tre molto grandi più sotto; le mascelle hanno l'estremità fatta di tre parti: un pezzo mediano con denti corti e robusti, e due lamelle, una dorsale ed una ventrale, pettinate, con denti lunghi e sottili.

I tubercoli del tronco, per ciò che riguarda la loro distribuzione ed il numero delle setole, si comportano come in *A. muscorum*. Però i tubercoli dorsali interni del 5° segmento addominale sono molto vicini tra loro, ed uniti sulla linea mediana per mezzo di un reticolo formato dalle coste contigue (Fig. 11); e così anche i due tubercoli del 6° segmento sono uniti alla loro base da un largo reticolo, fatto di maglie regolari e simmetriche dai due lati, il quale occupa tutta la parte posteriore mediana del segmento.

Le *calculae infraanales* sono larghe e depresse; ciascuna presenta tre figure rosettiformi, più o meno fuse tra loro, con tre setole, ma molto più brevi e sottili di quelle del dorso, e con coste e granuli del pari meno sviluppati.

La papilla genitale è coperta di granuli stretti ed allungati, disposti concentricamente. Il tubo ventrale non presenta nulla di diverso da quello di *A. muscorum*.

Anche le zampe hanno le stesse dimensioni di quelle di *A. muscorum*; le unghie sono strette e lunghe, con un piccolo dente al margine interno (Fig. 12.).

Il colore (in alcool) è bleu chiaro su tutta la faccia dorsale, meno gl'intersegmenti che sono bianchi, e due macchie scure, quasi nere, sul capo, corrispondenti ai tubercoli su cui son posti gli ocelli. La faccia inferiore, il tubo ventrale, le zampe ed il cono boccale sono bianchicci, macchiettati di bleu.

La lunghezza è di mm. 2,25.

Di questa specie ho trovato solo due esemplari fra le erbe di un terreno paludoso nei pressi di Napoli (Acqua della Bufola), nel marzo 1906.

Essa è dedicata al Prof. FR. SAV. MONTICELLI, Direttore di questo Istituto Zoologico.

Il BÖRNER ha descritto due altre specie italiane di *Prostanura*: *P. quadrioculata* (1901), rinvenuta in Sicilia presso Catania, e data dall'A. come tipo del genere (1906); e *P. pseudomuscorum* (1903), trovata presso Genova ed in Sicilia (Castello di S. Benedetto)¹⁾. Queste due specie, che finora non ho trovato, differiscono principalmente da *P. monticellii* pel numero degli ocelli (2 + 2). Le si avvicina pel numero e la disposizione degli ocelli, come è stato notato più sopra, *P. kraepelini* di Giava, pure descritta dal BÖRNER (1906), la quale però ne differisce per parecchi caratteri, tra cui notevoli la mancanza dei tubercoli dorsali interni (Dorsolateralhöcker di BÖRNER) e l'essere i due tubercoli del 6° segmento addominale separati alla base.

¹⁾ La pertinenza di quest'ultima specie al genere *Prostanura*, mi fu cortesemente comunicata dall'A. per lettera in data 18 aprile 1910.

Genere *Achorutes* TEMPL., CB.Sottogenere *Achorutes* s. str.*Achorutes muscorum* TEMPL.

(Fig. 2, 26)

È la più antica e più diffusa specie di tutta la tribù; infatti, oltre che in quasi tutta Europa, è stata trovata anche nell'America del Nord, in Groenlandia e in Siberia. Per ciò che riguarda l'Italia, il Prof. PARONA la riporta come rinvenuta in Lombardia (1879), nel Trentino (1887) e in Liguria (1888). Nell'Italia meridionale, dove, per quanto è a mia conoscenza, finora non era stata trovata, è poco frequente; infatti in parecchi anni di ricerche non ne ho rinvenuti che pochi esemplari, in gran parte giovani, nei dintorni di Napoli, (Camaldoli, Astroni, Arenella), ed uno a Montevergine (Avellino). Trovasi anche in Sicilia (forse anche qui poco frequente) come ne è prova un esemplare raccolto dal Prof. SUVESTRI a Bocca di Falco.

Avendo confrontato i miei esemplari con alcuni provenienti dalla Svezia, determinati dallo SEUÖRTT¹⁾, li ho trovati uguali a questi in tutto, salvo nel colore, che nei miei è molto più chiaro.

Questa specie è stata già ripetutamente descritta da parecchi Autori; perciò mi limito a dare alcune notizie più particolareggiate sulla forma e la disposizione dei tubercoli.

Questi sono convessi, ma con base di rado perfettamente circolare; i segmenti sono divisi da coste ben distinte, ma non così larghe come in *P. monticellii*, e sono coperti di granuli conici, molto sviluppati, con fitta granulazione secondaria; le setole sono piuttosto lunghe e robuste, con punta arrotondata e coperte di scabrosità forti e fitte.

Come si è detto innanzi, il capo porta dodici tubercoli. Anteriormente uno piccolo triangolare, con due setole anteriori più brevi e due posteriori più lunghe. In mezzo uno grande, la cui

¹⁾ Questi esemplari mi furono gentilmente concessi in esame dal Prof. PARONA; esprimo qui i miei più vivi ringraziamenti allo stesso ed al Prof. SUVESTRI, il quale mi ha cortesemente donato tutto il suo materiale di *Achorutini* italiani ed esotici, dei quali ultimi farò tra breve oggetto di altro mio lavoro.

forma ricorda grossolanamente quella di uno scudo con la punta rivolta indietro; complessivamente questo tubercolo mostra cinque figure a rosetta, due avanti, due dietro ed una centrale, questa con una setola breve, le altre ciascuna con una setola lunga. Di lato a questo due ovali, su cui son posti gli ocelli, con una setola lunga centrale e due brevi, una anteriormente e l'altra posteriormente. All'esterno di questi, ai lati del capo, due altri con una setola lunga centrale e due a tre brevi ai margini. Sul rilievo posteriore quattro: i due interni piccoli, incompleti divisi in due o tre segmenti soltanto, con la setola centrale ed una breve al margine anteriore; i due esterni più grandi, con la setola centrale ed una breve al margine posteriore. Agli angoli posteriori, infine, due di forma semicircolare, con concavità rivolta innanzi, risultanti di tre figure rosettiformi, ciascuna con la setola centrale ed una breve periferica ¹⁾.

Le antenne hanno il tubercolo del 1° articolo, ed un accenno di tubercolo sul 2°; il 3° articolo ha soltanto granuli più sviluppati.

I tubercoli dorsali del 1.° segmento toracico sono rappresentati solo dalla setola centrale, o al massimo hanno uno o due segmenti; i dorsolaterali sono di forma irregolare, hanno la setola centrale ed al margine anteriore un'altra lunga quasi quanto questa. I dorsali interni del 2° e 3° segmento oltre la setola centrale lunga ne hanno due brevi, una al margine anteriore ed una al posteriore; i dorsali esterni solo una breve al margine anteriore oltre la centrale; i dorsolaterali la centrale e due brevi al margine anteriore. I laterali dei tre segmenti toracici si comportano pel numero delle setole nel modo descritto a pag. 353.

Tutti i tubercoli dei primi quattro segmenti addominali, eccetto i dorsolaterali del 4°, hanno, oltre la lunga centrale, una sola setola più breve al margine anteriore interno; i dorsolaterali del 4° hanno invece due altre setole anteriormente, di cui una è poco più corta della centrale. I tubercoli dorsali interni del 5° segmento hanno la setola centrale lunga e due più brevi al margine anteriore. Gli altri tubercoli di questo segmento sono fusi, come di re-

¹⁾ Una figura approssimativamente esatta dei tubercoli del capo di *A. muscorum* è stata data dal NICOLET (1841, pl. 3, fig. 1); ma ha omissso il piccolo tubercolo anteriore, non ha riprodotto fedelmente i due laterali posteriori, e non ha tenuto conto delle setole brevi.

gola, in due, ciascuno con due macrochete lunghe e quattro più brevi, le quali appartengono rispettivamente ai tubercoli dorsolaterali e laterali; i dorsali esterni nella fusione hanno perduto le loro, e sono rappresentati dalla sola setola di senso, che viene a trovarsi al lato interno di tutto il complesso, mentre, se le setole dei tubercoli dorsali esterni non mancassero, dovrebbe esser posta all'esterno della macrocheta grande più interna e della relativa figura a rosetta. I due grossi tubercoli del 6° segmento addominale hanno quattro lunghe setole ciascuno, di cui solo due hanno caratteri di vere macrochete, mentre le altre due sono sottili ed a punta affilata, e tre a quattro setole più corte.

Sottogenere *Lathriopyga* CAROL.

Achorutes longisetus CAROL.

(Fig. 3, 13-17)

Sin.: 1910. *Neanura longiseta* CAROL.

In questa specie (come nell'altra dello stesso sottogenere, e nel sottogenere *Bilobella*), il corpo (Fig. 3) è più tozzo e massiccio di quello di *A. muscorum*, essendo relativamente più corto a causa del 6° segmento addominale nascosto dal 5°. Il capo è triangolare, con angoli posteriori molto sporgenti, e alquanto più largo che lungo; le antenne sono grosse e coniche, uguali circa alla metà della lunghezza del capo. Il tronco raggiunge la sua massima larghezza in corrispondenza del 3° segmento toracico e del 1° e 2° addominali, e si va gradatamente, ma di poco, restringendo verso le due estremità; la lunghezza totale del corpo, in esemplari completamente distesi, non raggiunge il triplo della larghezza massima. Le lunghissime setole danno, infine, un'apparenza affatto caratteristica a questa specie, che vale a farla distinguere subito dalle altre.

I granuli del tegumento, massime quelli dei tubercoli, sono fortemente conici, ed alti circa il doppio di quelli di *A. muscorum*, ma per contro con granulazione secondaria molto più debole.

I tubercoli (Fig. 16) sono molto grandi, e divisi in segment da coste ben distinte, quantunque in qualche punto coperte dai granuli che si protendono al di sopra di esse; i granuli raggiungono uno sviluppo straordinario, specialmente alla parte periferica dei segmenti, per modo che i tubercoli, anzichè convessi, sembrano

rilevati alla periferia e depressi al centro, condizione questa molto simile a quella riscontrata dall'AXELSON (1905) nei tubercoli della sua *Neanura coronifera*¹⁾. Un'altra particolarità dei tubercoli in questa specie (e nell'altra dello stesso sottogenere) è che anteriormente essi si prolungano in un reticolo a maglie larghe ed irregolari, il quale si va gradatamente restringendo alla parte anteriore, dove raggiunge il limite del rispettivo segmento; questa disposizione è specialmente manifesta nei tubercoli del tronco (Fig. 16), i quali, a causa di ciò, invece di avere una forma più o meno circolare, come nelle altre specie, riproducono grossolanamente la forma di un triangolo. Le macrochete sono curve, terminano con punta piuttosto sottile, e, come si è già detto, sono molto lunghe; infatti le brevi e le lunghe sono rispettivamente lunghe più del doppio delle corrispondenti di *A. muscorum*.

Sul capo (Fig. 13) vi sono sette tubercoli. Uno grande, di forma irregolarmente pentagonale, con otto macrochete lunghe e dieci più brevi, ne occupa quasi tutta la parte anteriore e centrale; però non è difficile riconoscere che questo tubercolo risulta dalla fusione di almeno quattro, e cioè di uno piccolo anteriore, di uno centrale più grande, e di due laterali con gli ocelli, corrispondenti ai quattro tubercoli occupanti la stessa posizione, già descritti in *A. muscorum*. Questa constatazione è resa ancor più facile dal fatto, che in questo tubercolo esistono quattro larghe maglie, in cui i granuli sono più piccoli, uguali a quelli del comune tegumento, tre delle quali, con la loro posizione, cioè: una tra la porzione anteriore e la centrale del tubercolo, e due tra questa e le due laterali, stanno a dimostrare la incompleta fusione dei predetti quattro tubercoli. Gli ocelli, in numero di otto, sono disposti quattro per parte intorno a ciascuna delle porzioni laterali del grande tubercolo, e propriamente due, più grandi, all'esterno di essa, e due, più piccoli, all'interno, nella maglia che la divide dalla porzione centrale (per maggiore chiarezza si confronti Fig. 13). Degli altri sei tubercoli, quattro, due per parte, stanno ai lati del capo, e due sul rili-vo posteriore. Dei primi, i due anteriori sono più grandi, di forma irregolare, ed hanno tre macrochete lunghe e sei o sette più brevi; i due posteriori hanno due macrochete lunghe e quattro più corte. I due tubercoli del

¹⁾ Conservo il nome *Neanura* nei casi in cui, come in questo, mi mancano i dati per stabilire a quale genere la specie in questione appartenga.

rilievo posteriore, dei quali ciascuno risulta dalla fusione di due, hanno due macrochete lunghe e due brevi per uno.

Le antenne, oltre al tubercolo del 1° articolo, ne hanno un altro sul 4°, simile a quello di *P. monticellii*; inoltre sul 2° articolo vi sono due piccoli tubercoli, di forma irregolare, ma con coste distinte, a differenza delle altre specie. Gli articoli antennali stanno fra loro nel seguente rapporto: I : II : III : IV = 2 : 1 $\frac{4}{5}$: 1 $\frac{1}{5}$: 1 $\frac{3}{5}$. L'organo antennale III ha bastoncini di senso relativamente piccoli, corti e con punta ottusa. La clava di senso del 4° articolo è poco sviluppata. Setole olfattive come in *A. muscorum*.

Il cono boccale è corto e grosso. Le mandibole (Fig. 15) sono alquanto più robuste di quelle di *A. muscorum* e sono armate di sei o sette denti, di cui tre distali sono sottili e ricurvi, due o tre mediani molto piccoli, ed uno prossimale più grande.

I tubercoli del tronco, fino al 3° segmento addominale, sono tutti indipendenti. I dorsali del 1° segmento toracico sono bene sviluppati e completi, ma hanno la sola macrocheta centrale, come i laterali dello stesso segmento; i dorsolaterali hanno una macrocheta più breve, oltre la centrale. Nel 2° segmento i dorsali esterni hanno la macrocheta centrale lunga ed una più breve; gli altri la macrocheta centrale e due più brevi. Tutti i tubercoli del 3° segmento hanno la macrocheta centrale e due più brevi.

Nei segmenti addominali 1°, 2° e 3° i dorsali interni hanno una, tutti gli altri due macrochete brevi oltre la centrale; i laterali del 3° segmento hanno però al loro margine ventrale due o tre altre setole sottili ed appuntite. Nel 4° segmento i dorsali interni ed esterni hanno la macrocheta centrale ed un'altra più breve, però i dorsali interni sono uniti fra loro sulla linea mediana; i dorsolaterali e laterali hanno la macrocheta centrale e due brevi, i laterali anche qui hanno in più tre o quattro setole sottili. Nel 5° i dorsali interni sono uniti tra loro come nel 4° ed hanno la macrocheta centrale e due più brevi; gli altri tubercoli di ciascun lato sono fusi in uno solo, in cui si distinguono due macrochete lunghe e parecchie più brevi. I due tubercoli del 6° segmento, molto piccoli, sono nascosti sotto il 5°, e sono forniti ciascuno di tre o quattro setole più corte e più sottili di quelle degli altri tubercoli. Le *valvulae infraanales* sono piuttosto grandi, ed ognuna di esse porta una decina di sottili setole.

Le zampe sono alquanto più lunghe e più robuste di quelle di *A. muscorum*. Le unghie sono armate di un robusto dente a metà circa del loro margine interno (Fig. 17).

Il colore varia nei diversi individui, e va dal bleu molto chiaro, quasi cenerognolo, al bleu scuro. I giovani hanno in generale tinta più chiara. I tubercoli sono sempre più fortemente pigmentati delle altre parti del dorso, su cui, specialmente negli individui più chiari, spiccano come tante piccole macchie triangolari o rosettiforini (Fig. 3).

Gli individui più grandi raggiungono la lunghezza di mm. 2,50.

Ho rinvenuto questa specie durante tutto l'anno a Napoli e nei dintorni (Camaldoli, Soccavo, Fuorigrotta, Agnano, Astroni), dove, per la sua frequenza, pare quasi che sostituisca *A. muscorum*. Nè è improbabile che del pari frequente sia nel resto d'Italia, perchè oltre ad alcuni esemplari da me raccolti a Montevergine (Avellino), altri ne ho trovati in materiale proveniente da Biccari (Foggia) in Puglia, e da Civitella del Tronto negli Abruzzi, e qualcuno ne è stato raccolto dal Prof. SILVESTRI a Bevagna in Umbria.

Per la estesa fusione dei tubercoli del capo *Neanura ornata*, secondo la descrizione che ne dà il FOLSOM (1902), è, tra le specie finora conosciute, quella che più rassomiglia alla presente; anzi, a giudicare dalla figura data dall'A. (plt. 6, fig. 14), in essa il grado di coalescenza sarebbe persino maggiore. Le si avvicina ancora per i granuli conici, i tubercoli depressi al centro (plt. 6, fig. 17), il 4° articolo antennale tuberculato, l'unghia provvista di un robusto dente, e pel 6.° segmento addominale non visibile dal dorso¹⁾ (plt. 4, fig. 2); ne differisce, per contro, pel numero degli ocelli (3+3), per le setole più corte, pel colore, e, soprattutto, per le « tibiae with a subapical pair of appendages, pyriform in outline ». Al riguardo debbo però notare, che una volta, esaminando una zampa di un esemplare di *A. longisetus*, osservai anch'io, all'estremità distale del tibiatarso, un corpicciuolo ovale, per cui credetti, a prima vista di trovarmi dinanzi ad una disposizione simile a

¹⁾ Per questo carattere *N. ornata* potrebbe forse entrare nel sottogenere *Lathriopyga*, ma non è possibile decidere al riguardo, poichè l'A. non descrive le parti boccali.

quella di *N. ornata*; ma non avendo ritrovato tale corpicciuolo nelle altre zampe dello stesso individuo, e, per contro, avendone trovato in altri esemplari e in altri punti del corpo, e avendo notato che, esercitando su di essi una certa pressione, si staccavano, sorse in me il dubbio che si trattasse di funghi parassiti. Infatti, avendo pregato il Dr. TRUNCHIERI, allora Assistente nel R. Orto Botanico di Napoli, di esaminarli, questi riconobbe trattarsi dei periteci di un fungo appartenente alle *Laboulbeniaceae*. Ora, tenuto anche presente il fatto che il caso di queste speciali appendici di *N. ornata* sarebbe unico fra tutti gli *Achorutini*, io non posso escludere il dubbio che anche in questo caso si tratti di funghi parassiti, come quelli osservati da me, e che al FOLSOM sia occorso di esaminare proprio un esemplare infestato. In questa opinione mi rafforza anche il fatto che l'AXELSON (1903), il quale ha esaminato individui di una specie che egli ritiene identica a *N. ornata*, non ha trovato traccia di tali appendici.

***Achorutes longisetus* var. *flava* CAROL.**

Sin.: 1910. *Neanura longisetus* var. *flava* CAROL.

È simile in tutto alla forma principale, dalla quale si distingue pel colore che è giallo arancio, come in *A. aurantiacus*, e per avere come questa gli ocelli non pigmentati. In alcool perde il colore e diventa completamente bianca.

Ne ho trovato tre individui, insieme alla forma principale, ai Camaldoli.

***Achorutes phlegraeus* CAROL.**

(Fig. 4, 18, 19).

Sin.: 1910. *Neanura phlegraea* CAROL.

Nell'aspetto esterno (Fig. 4) questa specie rassomiglia alquanto alla precedente, di cui ha la forma tozza e massiccia. Se ne distingue però per le setole molto più corte; per gli angoli posteriori del capo arrotondati e non sporgenti; e infine pel 5.^o segmento addominale terminato da quattro piccoli lobi, costituiti dai tuber-

coli di questo segmento che sporgono alquanto in fuori, mentre in *A. longisetus* essi terminano a livello del margine posteriore.

I granuli del tegumento sono piccoli, debolmente conici e con punta arrotondata. I tubercoli (Fig. 19) sono alquanto convessi, giacchè i loro granuli periferici non sono più sporgenti degli altri; le loro coste sono ben distinte dato il poco sviluppo dei granuli; come in *A. longisetus* essi si prolungano anteriormente in un reticolo triangolare, ma in complesso sono molto più piccoli di quelli di detta specie. Le macrochete, lunghe circa quanto quelle di *A. muscorum*, sono relativamente molto grosse e con punta fortemente ottusa; eccetto quelle lunghe dei tubercoli laterali, che, come in tutte le altre specie, sono appuntite.

Il capo (Fig. 18) porta dieci tubercoli. Uno anteriore, piccolo, di forma triangolare, simile a quello di *A. muscorum* e, come questo, con quattro macrochete, due posteriori più lunghe e due anteriori più brevi. Uno centrale, grande, di forma quadrangolare, ma con gli angoli anteriori prolungati avanti e in fuori a mo' di corna, con dieci setole, quattro più lunghe ai quattro angoli, e sei più corte sui due prolungamenti anteriori; nella parte posteriore di questo tubercolo vi è una larga maglia occupata da granuli più piccoli, uguali a quelli del tegumento; questa maglia è di forma irregolare e varia di dimensioni nei diversi individui: in un esemplare essa si prolungava fino al margine anteriore del tubercolo, dividendolo in due branche, a forma di U. Di lato a questo due rotondi od ovali, con una setola lunga ed una breve, ciascuno dei quali porta due ocelli, uno avanti e l'altro dietro. Quattro ai lati del capo, due anteriori e due posteriori, ciascuno con due setole lunghe e tre a quattro più brevi. Infine sul rilievo posteriore due, ognuno dei quali a sua volta risulta dalla fusione di due, con due setole lunghe e due brevi.

Le antenne hanno il solo tubercolo del 1° articolo, e un piccolo abbozzo sul 2°.

I tubercoli del tronco, dal 1° segmento toracico al 4° addominale sono tutti indipendenti. I dorsali del 1° segmento toracico sono incompletamente sviluppati; i tubercoli dei tre segmenti toracici hanno lo stesso numero di macrochete di quelli di *A. longisetus*. Nei primi tre segmenti addominali i dorsali interni ed i dorsolaterali hanno una setola breve oltre la lunga centrale, gli altri due. Nel 4° segmento i dorsali interni ed esterni hanno una setola breve, gli altri due, oltre la centrale; i laterali di questo segmento

hanno in più, al loro margine ventrale, alcune setole sottili ed affilate. I dorsali interni del 5° segmento sono fusi insieme sulla linea mediana, ed hanno la macrocheta lunga e due brevi; le due macrochete grandi di questi tubercoli sono le più lunghe di tutto il corpo; gli altri tre tubercoli di ciascun lato sono fusi, come di regola, in un solo, con due macrochete lunghe e quattro brevi. I due tubercoli del 6° segmento sono piccoli, con figure rosettiformi indistinte e senza coste; ognuno di essi ha solo due setole alquanto lunghe ed un paio più corte, ma tutte sottili ed appuntite. Le *valvulae infraanales* sono piuttosto piccole, con cinque a sei setoline ciascuna.

Il cono boccale è sottile ed allungato.

Le zampe hanno le stesse dimensioni di quelle di *A. muscorum*; le unghie non hanno dente.

Il colore è bleu, in generale più chiaro che in *A. longisetus*; i tubercoli non sono di tinta più scura, come in questa specie.

Gli individui più grandi raggiungono mm. 2 di lunghezza.

Raccolsi per la prima volta quattro esemplari di questa specie agli Astroni, nel febbraio 1906; posteriormente ne ho trovati pochi altri, sempre agli Astroni, in aprile 1909 e luglio 1911; da ultimo ne ho rinvenuto uno nel materiale raccolto a Civitella del Tronto negli Abruzzi, nel settembre 1911 dal Sig. TOXINI, preparatore in questo Istituto Zoologico.

Sottogenere *Bilobella* subg. nov.

Sin. 1910. *Lathriopyga* CAROLI (ad partem).

Achorutes aurantiacus n. sp.

(Fig. 5. 20-25)

Sin.: 1910. *Neanura aurantiaca* CAROLI.

Anche questa specie, a causa del 6° segmento addominale nascosto sotto il 5°, ha un'apparenza tozza (Fig. 5). Il capo, la cui larghezza è quasi uguale alla lunghezza, ha gli angoli posteriori molto sporgenti. Le antenne sono relativamente corte, sorpassando solo di poco la metà della lunghezza del capo; gli articoli stanno fra loro in questo rapporto: I : II : III : IV = $1\frac{1}{2}$: $1\frac{1}{4}$: 1 : $1\frac{1}{4}$.

La massima larghezza del tronco si riscontra in corrispondenza dei segmenti 1° e 2° addominali, e, in esemplari completamente distesi, supera alquanto $\frac{1}{3}$ della lunghezza totale del corpo. Tutti i segmenti hanno i lati molto sporgenti, a causa del forte sviluppo dei tubercoli laterali. Un aspetto affatto speciale conferiscono a questa specie i due grandi lobi in cui è diviso il tergite del 5° segmento addominale; il 6° segmento è molto piccolo e non è visibile dal dorso, oppure se ne vede solo una piccola parte tra i due grandi lobi del 6°.

Il tegumento è coperto di granuli conici, molto alti e fortemente crenati; quelli dei tubercoli misurano fino a mm. 0,007. I tubercoli, meno il caso di fusione di due o più di essi, sono di forma molto regolare, fortemente convessi, anzi quasi sferici, essendo alquanto ristretti alla base; sono divisi in segmenti non da coste, che forse a causa del forte sviluppo dei granuli non si sono formate, ma da solchi stretti e profondi (Fig. 23). Le macrochete, di poco più corte di quelle di *A. muscorum* sono giallicce e discretamente scabre.

Il capo (Fig. 20) porta otto tubercoli. Anteriormente uno piccolo, triangolare, con quattro setole, simile a quello di *A. muscorum*. Nel mezzo uno grande, circolare, con quattro setole brevi avanti e due lunghe dietro. Ai lati di questo i due su cui sono posti gli ocelli (Fig. 21) con una setola lunga centrale ed una breve al margine anteriore. Sul rilievo posteriore due, ciascuno con due setole lunghe ed una sola breve anteriormente; questi tubercoli risultano dalla fusione di due, come si rileva dalle due figure rosettiiformi. Due infine, uno per parte ai lati del capo, con quattro setole lunghe e parecchie brevi; anche questi molto probabilmente risultano dalla fusione dei due tubercoli che si trovano in ogni lato del capo nelle specie precedenti.

Le antenne hanno un tubercolo sul 1° articolo, e uno rudimentale sul 2°; il 4° presenta soltanto dei granuli molto sviluppati.

Il 1° segmento toracico ha soltanto quattro tubercoli, poichè i dorsali mancano, e non sono rappresentati neppure dalla sola macrocheta centrale. I tubercoli laterali dei tre segmenti toracici, hanno come in tutte le precedenti specie, nel 1° la sola macrocheta centrale, nel 2° e 3° due più corte oltre questa; tutti gli altri tubercoli del tronco hanno sempre una macrocheta lunga nel centro, ed una più corta al margine anteriore (Fig. 23). Fino al 3° segmento addominale, i tubercoli sono indipendenti. Sul 4°

(Fig. 24) i dorsali esterni e dorsolaterali di ciascun lato sono fusi in un solo; e sul 5° tutti gli otto tubercoli sono fusi in due (Fig. 24), costituendo così i due grandi lobi con cui termina l'addome. Anche qui, come nelle specie precedentemente trattate, i tubercoli dorsali esterni (*Medialhöcker* di BÖRNER) hanno perduto le loro macrochete, conservando la sola setola di senso. Nella presente specie questo fatto è evidentissimo, perchè avendo ciascun tubercolo una macrocheta lunga ed una breve, ciascuno dei due grossi tubercoli dovrebbe averne quattro lunghe e quattro brevi; mentre non ne ha che tre e tre; e che il tubercolo che le ha perdute sia proprio il dorsale esterno, si rileva dalla posizione della setola di senso, tra le due macrochete lunghe più interne. Il 6° segmento è piccolo e simile a quello delle specie del sottogenere *Lathriopyga*.

L'organo antennale III (Fig. 22) ha bastoncini di senso corti, tozzi, con punta ottusa, ed alquanto ricurvi; la setola protettiva per contro è piuttosto sottile e molto lunga. Le setole olfattive del 4° articolo antennale sono per numero e disposizione uguali a quelle di *A. muscorum*; la clava di senso è grande e distintamente divisa in quattro lobi.

Gli ocelli, in numero di due per parte, sono posti alle due estremità anteriore e posteriore del rispettivo tubercolo (Fig. 21); sono grandi, fortemente convessi e sprovvisti di pigmento, e rassomigliano straordinariamente alle protuberanze che il WILLEM (1902) ha descritto come organi postantennali in *Biclavella pallida* [= *B. patagonica* WAHLGREN (1907)], come si può constatare confrontando la mia figura con quella data dal WILLEM (pl. 3, fig. 4). Che in *A. aurantiacus* si tratti di ocelli senza pigmento, mi è stato dimostrato dalle sezioni praticate in parecchi esemplari: data intanto la grande rassomiglianza coi voluti organi postantennali di *Biclavella*, non posso non associarmi al dubbio già manifestato dal BÖRNER (1906), che cioè anche in questa si tratti di ocelli privi di pigmento.

Il cono boccale è corto e grosso; le mandibole hanno tre a quattro denti, di cui il più basso è più lungo degli altri.

Le zampe hanno le stesse dimensioni di quelle di *A. longisetus*; le unghie non hanno dente (Fig. 25).

La parte dorsale del corpo è giallo arancio; la parte ventrale bianco gialliccia. Gli individui posti in alcool perdono questo colore e diventano quasi del tutto bianchi.

Gli individui più grandi raggiungono la lunghezza di mm. 2.50.

Sebbene non così comune come *A. longisetus*, pure la presente specie è abbastanza frequente; l'ho incontrata in tutti i mesi a Napoli e nei dintorni (Orto Botanico, Camaldoli, Fuorigrotta, Agnano, Astroni); qualche esemplare ne ho raccolto anche a Montevergine (Avellino); il Prof. SILVESTRI ne ha trovato alcuni a Bevagua (Umbria) e a Bocca di Falco (Sicilia).

Neanura verrucosa, specie della Galizia, descritta dal BÖRNER (1903), pel forte sviluppo dei granuli con conseguente scomparsa delle coste, e più per la caratteristica fusione dei tubercoli del 5° segmento addominale in due grandi lobi che nascondono il 6° segmento, si avvicina più di tutte le altre finora descritte ad *A. aurantiacus*; ne differisce però per parecchi caratteri, fra cui principali il numero degli ocelli (5 + 5) e la presenza dell'organo postantennale.

Lavori citati

1844. Nicolet, H. — Recherches pour servir à l'histoire des Podurelles: *Nouv. Mém. Soc. Helv. Sc. Nat. Zürich. Vol. 6, p. 50.*
1872. Tullberg, T. — Sveriges Podurider: *Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl. 10 Bd. N. 10, Stockholm.*
1879. Parona, C. — Saggio di un catalogo delle Poduridi italiane: *Atti Soc. Ital. Sc. Natur. Milano, Vol. 21, p. 559.*
1887. — — Note sulle Collembole e sui Tisanuri. - II. Collembole e Tisanuri raccolti nel Trentino dai March. L. e G. Doria: *Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova (2) Vol. 4, p. 480.*
1888. — — Res ligusticae. - VI. Collemboli e Tisanuri finora riscontrati in Liguria: *Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova (2) Vol. 6, p. 133.*
1901. Absolon, K. — Ueber *Neanura tenebrarum* nov. sp. aus den Höhlen des mährischen Karstes: über die Gattung *Tetrodontophora* REUTER und einige Sinnesorgane der Collembolen: *Z. Anz. 24 Bd. p. 575.*
1901. Börner, C. — Ueber ein neues Achorutidengenus *Willemia*, sowie 4 weitere neue Collembolenformen derselben Familie: *Z. Anz. 24 Bd. p. 422.*
1902. — — Ueber das Antennalorgan III der Collembolen und die systematische Stellung der Gattungen *Tetracanthella* SCHÖRR und *Actaletes* GIARD: *Z. Anz. 25 Bd. p. 92.*
1902. Folsom, J. W. — Papers from the Harriman Alaska Expedition. 27-*Apterygota*: *Proc. Acad. Sc. Washington, Vol. 4, p. 87.*
1902. Willem, V. — Resultats du Voyage du S. Y. «Belgica» en 1897-1898-1899-Zoologie. Collemboles: *Ancvers.*
1903. Axelson, W. M. — Beiträge zur Kenntniss der Collembolen-Fauna Sibiriens: *Öfvers. Finska Vet. Soc. Föhr. Helsingfors, 45 Bd. 1902-1903, N. 20.*
1903. Börner, C. — Neue altweltliche Collembolen und zur Systematik der Isotominen und Entomobryinen: *Sitzungsber. Ges. Nat. Freund. Berlin, p. 129.*
1903. Ågren, H. — Zur Kenntniss der Apterygoten-Fauna Süd-Schwedens.: *Stettin. Entom. Zeit. p. 113.*
1904. — — Lappländische Collembola: *Sv. Arkiv. Z. 2 Bd. N. 1, p. 1.*
1905. Axelson, W. M. — Einige neue Collembolen aus Finnland: *Z. Anz. 28 Bd. p. 788.*
1906. Börner, C. — Das System der Collembolen, nebst Beschreibung neuer Collembolen des Hamburger Naturhistorischen Museums: *Mitth. Naturhist. Mus. Hamburg, 23 Jahrg. p. 147.*

1907. Wahlgren, E. — Ueber zwei Patagonische Collembola: *Entom. Tidskr.* 1907, p. 191.
1909. Börner, C. — Die Collembolenfauna Japans (Vorläufige Mittheilung): *Sitzungsb. Ges. Naturfor. Freund. Berlin*, p. 135.
1909. Carpenter, G. H. — On some subantarctic Collembola. Subantarctic Islands of New Zealand: *Article 18*, p. 377 *Wellington N. Z.*
1910. Caroli, E. — Su alcuni Collemboli della tribù dei Neanurini: (*Rend. Conc. Napoli U. Z. I. 1910*) *Monit. Z. Ital. Anno 21*, p. 321.
1911. Linnaniemi (Axelson), W. M. — Zur Kenntniss der Apterygotenfauna Norwegens: *Berg. Mus. Aarb.* 1911, N. 1.
1912. Imms, A. D. — On some Collembola from India, Burma and Ceylon: with a Catalogue of the Oriental Species of the Order: *Proc. Z. Soc. London*, 1912, P. I, p. 80.

Spiegazione delle Tavole 9-11.

Tavola 9.

- Fig. 1. — *Protanura monticellii* CAROL. $\times 32$.
 » 2. — *Achorutes muscorum* TEMPL. Esemplare reso trasparente per mostrare la disposizione dei tubercoli. $\times 43$
 » 3. — *Achorutes longisetus* CAROL. $\times 32$.
 » 4. — *Achorutes phlegraeus* CAROL. $\times 36$.
 » 5. — *Achorutes aurantiacus* CAROL. $\times 43$.

Tavola 10.

Protanura monticellii CAROL.

- Fig. 6. — Capo. $\times 115$.
 » 7. — Organo antennale III di destra. $\times 1000$.
 » 8. — Mandibola. $\times 640$.
 » 9. — Estremità mascellare. $\times 640$.
 » 10. — Tubercolo della serie dorsale esterna di destra, del 3.^o segmento toracico, con due macrochete, e la setola di senso al margine interno. $\times 520$.
 » 11. — Gli ultimi tre segmenti addominali (i tubercoli sono raffigurati solo sui due ultimi). $\times 43$.
 » 12. — Estremità della zampa destra del 3.^o paio, vista posteriormente. $\times 110$.

Achorutes longisetus CAROL.

- » 13. — Capo. $\times 115$.
 » 14. — Organo antennale III di sinistra. $\times 1000$.
 » 15. — Estremità delle mandibole. $\times 750$.
 » 16. — Tubercolo della serie dorsale esterna di destra, del 3.^o segmento toracico, con tre macrochete, e la setola di senso al margine interno. $\times 520$.
 » 17. — Estremità della zampa destra del 3.^o paio, vista posteriormente. $\times 110$.

Tavola 11.

Achorutes phlegraeus CAROL.

- Fig. 18. — Capo. $\times 115$.
 » 19. — Tubercolo della serie dorsale esterna di destra del 3.^o segmento addominale, con tre macrochete, e la setola di senso al margine posteriore esterno. $\times 520$.

Achorutes aurantiacus CAROL.

Fig. 20. — Capo. $\times 115$.

- » 21. — Tubercolo del capo portante gli ocelli (sinistro). $\times 520$.
- » 22. — Organo antennale III di destra. $\times 1000$.
- » 23. — Tubercolo della serie dorsale esterna di destra, del 3.^o segmento toracico, con tre macrochete, e la setola di senso al margine interno. $\times 520$.
- » 24. — Gli ultimi tre segmenti addominali (il 6.^o quasi completamente nascosto dal 5.^o). $\times 73$.
- » 25. — Estremità della zampa sinistra del 3.^o paio, vista posteriormente. $\times 410$.

Achorutes muscorum TEMPL.

- » 26. — Gli ultimi due articoli dell'antenna destra (del 3.^o articolo è raffigurata solo la parte distale). $\times 360$.

Esperienza intorno all'effetto del freddo prolungato e dell'ossigeno sulla crisalide della *Malacosoma neustria* L.

Ricerche
di
Filippo Cavazza

con una incisione

Sono moltissimi gli studiosi che in questi ultimi anni si occuparono delle variazioni riscontrate nei lepidotteri ed esperimentarono sulle ova, sulle larve e sulle crisalidi ottenendo risultati che hanno un gran valore non solamente per la conoscenza di questo gruppo animale ma per quella di non poche leggi che contribuirono alla evoluzione. Fu studiata l'azione della nutrizione diversa delle larve, quella dell'umidità sulle larve e crisalidi, quella della luce maggiore o minore, quella dei raggi monocromatici, quella delle correnti elettriche, quella della diversa respirazione, quella della temperatura e non poche altre.

Se volessi fare un accenno alla storia delle esperienze diversissime fatte sui lepidotteri, se volessi citare i numerosissimi autori che di esse scrissero, dovrei fare un lavoro assai lungo e che esorbiterebbe dai limiti di questa semplice nota.

È evidente che di tutti gli agenti esterni il più importante nella vita libera è la temperatura; per essa viene resa più o meno rapida la respirazione, più o meno attivo il ricambio organico, più o meno lunga la evoluzione larvale, più o meno grande la quantità di cibo ingerito, più o meno intensa la fermentazione di essi cibi ecc.; la temperatura quindi produce tanti e così diversi fenomeni che la sua azione deve venir documentata e studiata prima di sperimentare l'azione di uno o di alcuni degli stati agenti che in lei sono riuniti.

Il fenomeno più saliente della variazione nei lepidotteri è il dimorfismo di stagione. Mi accontenterò di rammentare il caso della *Araschnia levana-prorsa* che nella generazione primaverile ha una colorazione gialla, bruna e bianca, e in quella d'estate

una colorazione molto più scura oltre che una statura superiore, quello del *Papilio machaon* che ha il giallo delle ali pallido nella generazione primaverile, aranciato in quella estiva, e quello del *Papilio ajar*, le cui generazioni invernali sono di tinta chiara mentre l'estiva è bruna.

E oltre il dimorfismo di stagione sono da citarsi le variazioni di una stessa specie in paesi freddi o caldi.

Ed ecco segnata la via per controllare i lavori dei sistematici e scrutare quale valore abbiano le razze-geografiche e quale legame colla formazione delle specie.

Sono numerosissime le specie lepidotterologiche che secondo i paesi più o meno meridionali, più o meno elevati presentano forme diverse che ora si son chiamate aberrazioni, ora razze geografiche e talvolta specie.

Da quanto sopra ho detto furono spinti a ricercare l'azione della temperatura sui lepidotteri nei diversi momenti del loro sviluppo tanto embrionale quanto postembrionale, numerosissimi scienziati.

Ma la natura è così complessa che assai di sovente accade che uno stesso fattore produca fenomeni diversi e anche opposti, mentre diversi fattori possono determinare, operando in casi o periodi differenti, uno stesso fenomeno.

Dalle prime ricerche sull'azione di un dato fattore si credette poter generalizzare le conseguenze, ma ci si dovette accorgere presto dell'errore.

Potrei dire di casi tolti da tutti i rami del regno animale, ma mi limiterò a uno che conosco per aver io sperimentato, e ad alcuni altri riguardanti il gruppo animale di cui parliamo ora. Molte osservazioni intorno alle variazioni di diverse specie ornitiche fecero sì che non pochi autori asserissero che le forme semi-melaniche erano il prodotto dell'umidità. Il BEEBE dimostrò sperimentalmente che tale asserto era giusto ed ottenne l'aumento dei pigmenti bruni e neri nell'abito di diverse specie di colombe. Io riprodussi l'esperienza del BEEBE sulla quaglia e invece di ottenere delle forme con ricca pigmentazione nera dell'abito forme che sono così comuni in questa specie) ottenni una grandissima riduzione del pigmento nero della forma tipica ed un proporzionale aumento del pigmento rossastro.

Ecco che in due specie ornitiche non lontane come la *C. coturnix* e la *Scardafella inca* lo stesso fattore ha prodotti effetti assolutamente opposti.

Veniamo ora agli effetti della temperatura sulle larve e crisalidi dei lepidotteri.

L'*Araschnia levana-prorsa*, la *Vanessa io*, la *V. antiopa*, il *Papilio machaon*, il *P. ajax* e non pochi altri, danno forme scure se sviluppano al caldo, chiare se al freddo, mentre la *Pieris napi*, la *Setina aurita* e altre danno forme scure se sviluppate al freddo, chiare se al caldo e la *V. urticae* dà forme più scure della normale tanto se sviluppata in caldo come in freddo eccessivo. Quale è dunque l'effetto della temperatura sulla formazione del pigmento delle ali dei lepidotteri?

E non è solo la colorazione che muti ma parecchie altri caratteri. La statura ad esempio nella *Araschnia levana prorsa* è maggiore se lo sviluppo è avvenuto al caldo, nella *Lasiocampa pini* e nell'*Arctia fasciata* tende invece ad essere minore.

Il WEISMANN distinse due tipi di dimorfismo di stagione, quello diretto che è il risultato immediato, direi quasi brusco, della modificazione dell'ambiente, e quello adattativo il quale deriva dall'accomodarsi dell'organismo alle nuove condizioni.

È questa seconda parte che gli permette di spiegare la diversità dei fenomeni prodotti da uno stesso agente sulle diverse specie.

Ma per non uscire troppo dal mio soggetto aggiungerò che tutti gli sperimentatori che ebbero diversi effetti dalle loro prove, giunsero nondimeno concordi alla seguente conclusione: per produrre una modificazione evidente, gli agenti esterni debbono operare quando il lepidottero è allo stato di crisalide e in ispecial modo durante il breve periodo di passaggio fra la vita di larva a quello di ninfa.

Con ciò non è escluso che la temperatura possa avere un influenza e produrre modificazioni nell'insetto perfetto, agendo sulle larve, ma è reso palese che le modificazioni ottenute dalla crisalide sono molto più intense e meno soggette a quelle irregolarità che derivano dalla troppa complessità dell'azione della temperatura sulle larve.

Una parola ancora sull'azione dell'ossigeno.

Chi non sa quale sia il valore della respirazione durante la ninfosi?

Il BATAILLON ha perfino spiegati i fenomeni più importanti della metamorfosi da larva in ninfa, come effetti di una speciale forma d'asfissia. Se ciò fosse sarebbe più che evidente l'importanza

di un agente che, come l'ossigeno, altererebbe la causa del comune svolgersi del fenomeno della metamorfosi.

Da tutti poi è stato dimostrato che durante la vita di crisalide avviene a un momento stabilito, un rallentamento nell'esercizio delle funzioni respiratorie e che questo fenomeno è collegato strettamente con gli altri che avvengono nello stesso periodo ed anche subito appresso.

Questo dimostra l'importanza degli agenti che influiscono direttamente sulla respirazione.

La s.^{na} DE LINDEN in parecchi dei suoi importanti lavori studiò l'azione dell'ossigeno e dimostrò che nella produzione dei pigmenti esso tende ad apportare delle colorazioni chiare.

Ma l'ossigeno produce esso sempre lo stesso tipo di variazione nei pigmenti o muta l'effetto suo nelle diverse specie?

Pare di sì, giacchè non pochi autori ci dicono che esso si comporta di fronte alle colorazioni come la temperatura elevata.

Queste considerazioni e non poche altre mi spinsero a fare esperienze diverse intorno all'azione della temperatura, della respirazione, e di certi agenti chimici sulle larve o crisalidi di alcuni lepidotteri.

In questa nota esporrò soltanto i risultati da me ottenuti nelle prove intorno all'azione della bassa temperatura e a quella dell'ossigeno sulla crisalide di *Malacosoma neustria*.

La *M. neustria* è una piccola farfalla di aspetto monotono ma che presenta una grande variabilità da individuo a individuo nell'intensità e nella reciproca disposizione delle sue colorazioni.

Descrivo il tipo d'abito ritenuto normale e un altro pure assai comune.

♂ forma 1^a. Parte superiore.

Le ali anteriori variano dal colore giallo rossastro (n. 133 Codes des couleurs) al colore giallo aranciato pallido (n. 141 Codes des couleurs); queste ali sono percorse da due linee bruno ocracee, trasversali e parallele quasi l'una all'altra; lo spazio incluso fra le due linee è più chiaro del rimanente dell'ala, la parte di questa più colorita (tolte le due linee) è quella che sta subito prima del bordo esterno.

Le ali posteriori sono più chiare delle anteriori e sono uniformemente colorite, il loro colore varia fra il n. 141 e il 146 C. d. C. Il corpo è coperto di pelurie colorita come le ali posteriori.

♂ forma 2.^o Si differenzia dalla prima per avere colorito generale meno dorato, per avere lo spazio contenuto fra le due linee scure dell'ala anteriore, invece che più chiaro del rimanente dell'ala, leggermente lavato di color rossastro ocraceo. Le due linee parallele rimangono però sempre nettamente disegnate.

♀ È meno variabile del ♂. Le ali sono sempre più scure che nel maschio (variano dal n. 127 al 137 C. d. C.) e spesso sono di tinta più rossastra. Hanno sempre lo spazio incluso fra le due linee traversanti l'ala anteriore più scuro del rimanente dell'ala.

Le dimensioni degli esemplari normali tanto ♂ che ♀, le metto nello specchietto comparativo a pag. 383.

Il 18 d'Aprile raccolsi su giovani querce delle larve numerosissime di *M. neustria*. Tenni nelle solite cassette da allevamento queste larve che tutte vissero regolarmente mangiando foglie di quercia ed ebbero due mute allo stato di cattività.

Il 10 maggio la prima larva cominciò a ttersi il bozzolo e le altre seguirono presto il suo esempio così che il 13 tutte avevano cominciato il lavoro.

Fino a questo momento nulla di anormale avea agito sulle larve che si erano sviluppate come allo stato di libertà.

Appena finiti i bozzoli (anzi man mano che essi erano finiti) io li raccoglievo dividendoli in tre gruppi di ugual numero.

1.^o-Tenni un primo gruppo di 25 bozzoli in ambiente normale in cui la temperatura variò durante tutto il periodo della vita ninfale da 21 a 30 eg.

2.^o-Misi il secondo gruppo in una cassetta completamente stuccata e chiusa da un coperchio di vetro pure stuccato. In una delle pareti di essa cassetta era praticato un foro pel quale passava il cannello di vetro che apportava l'ossigeno. Il vetro del coperchio permettendo ai raggi luminosi di penetrare non alterava le condizioni normali della luce.

Come si vede non era mia intenzione di far sviluppare le crisalidi in un'atmosfera di solo ossigeno ma di aumentare la quantità d'ossigeno nell'atmosfera ambiente delle sudette crisalidi. Ciò per non allontanarmi troppo dalle condizioni che in libertà agiscono su questi animali.

3.^o-Posi i bozzoli del terzo gruppo in una bottiglia e poseia seppellii il corpo della bottiglia nella neve lasciando fuori il collo. L'ambiente dal quale il collo della bottiglia pigliava aria non era alla temperatura normale, chè questo avrebbe alterata tutta l'espe-

rienza facendo depositare sotto forma d'acqua l'umidità sulle pareti della bottiglia, ma era alla temperatura di $+2$ o 3 egr. essendo in una ghiacciaia sotterranea. Dopo aver lasciate le crisalidi per 7 giorni a egr. 0 le portai a 3 egr. e poi gradatamente alla temperatura ambiente che raggiunsero 8 giorni dopo aver finito il bozzolo e dopo esser state poste al freddo.

Alcuni autori sperimentarono sulle crisalidi con delle temperature bassissime giungendo fino a -10 e -12 egr., ma sebbene alcuni di essi abbiano dimostrato che non è la durata, ma l'intensità crescente del freddo che produce le maggiori modificazioni, nondimeno io ho voluto sperimentare con temperature non inferiori a quelle che in certe ragioni montuose si riscontrano anche nei mesi primaverili ed ho prolungato questa azione per studiare il rapporto tra la sua durata e quella della vita ninfale.

Esposto così il metodo seguito nello sperimentare dirò dei risultati ottenuti.

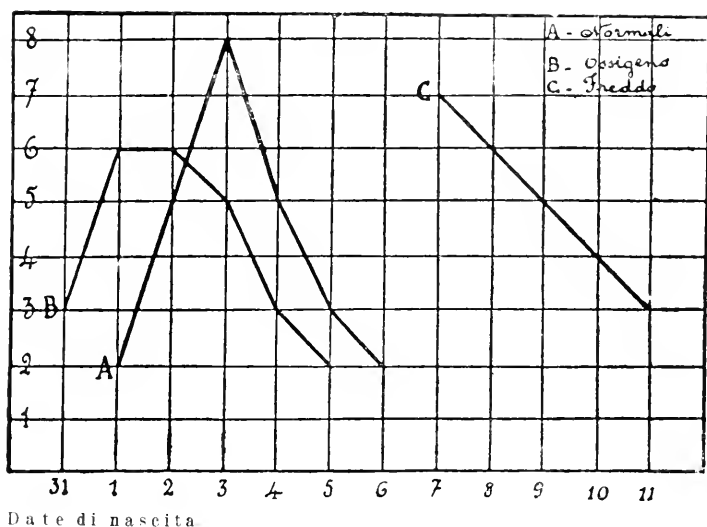
Nel seguente specchietto pongo le date di schiusura delle farfalle di ogni gruppo e la frequenza di queste schiusure.

Data di nascita delle farfalle

Date	Esemplari normali	Esemplari in ossigeno	Esemplari al freddo
31 Maggio	—	3	—
1 Giugno	2	6	—
2 »	5	6	—
3 »	8	5	—
4 »	5	3	—
5 »	3	2	—
6 »	2	—	—
7 »	—	—	7
8 »	—	—	6
9 »	—	—	5
10 »	—	—	4
11 »	—	—	3

Aggiungo a questo specchio le tre curve che ne derivano se si dispongono gli esemplari di ciascun gruppo secondo la frequenza di nascita in ciascuna giornata.

Curva della nascita delle farfalle



Se anche per poco si osservano gli specchietti e le curve si vedrà facilmente la grande diversità che corre fra i dati ricavati da un gruppo e quelli ricavati da un altro.

Osserviamo dapprima gli esemplari normali.

Ventidue giorni precisi dopo l'incrisolidimento cominciarono ad apparire gli insetti perfetti e lo schiudersi dei bozzoli durò per un periodo di 6 giorni.

È assai interessante l'osservare con quale ordine avvenisse questa schiusura. La curva A ci indica che la variabilità delle nascite negli esemplari normali segue la legge di ogni variazione individuale con una regolarità quasi perfetta. I numeri minimi delle nascite si trovano infatti sul 1.º e sul 6 di giugno che sono gli estremi del periodo, e il numero massimo sul 3 di Giugno che coincide quasi col centro del periodo suddetto. Ciò dimostra che la durata del periodo di vita ninfale varia in questa specie entro due limiti e seguendo la stessa legge che seguono le variazioni individuali entro le specie.

Se a questi dati ed a questa curva noi confronteremo quelli ottenuti dagli altri due gruppi constateremo le seguenti differenze :

Ossigeno — Le prime schiusure avvennero un giorno prima che negli esemplari normali cioè 21 giorni dopo l'incerisolidimento e durarono per un periodo di 6 giorni, terminando per conseguenza un giorno prima che nelle crisalidi normali. Ma assai più importante è l'osservare come sia alterato l'ordine delle schiusure. La curva B dimostra come la variabilità nella frequenza delle nascite delle farfalle non sia più regolare in questo gruppo. La frequenza tende evidentemente ad essere maggiore nei primi giorni del periodo di schiusura così che gli estremi della curva sono diversi fra loro e quello posteriore è di valore inferiore all'altro. Inoltre la curva non presenta più una cuspide netta e coincidente quasi col centro del periodo, ma due punti ugualmente alti sul secondo e terzo giorno di schiusura.

Anche in ciò si vede che la frequenza tende ad essere maggiore nei primi giorni essendo il massimo già raggiunto nel secondo dei sei giorni formanti il suddetto periodo.

Freddo.—Le prime schiusure avvennero il 7 di giugno, 6 giorni cioè dopo quelle normali e 28 giorni dopo l'incerisolidimento.

Il periodo di durata della schiusura fu più breve che nei due gruppi precedenti essendo di 5 anzichè di 6 giorni. E l'ordine di schiusura nei cinque giorni formanti il periodo è assolutamente diverso da quello osservato negli esemplari normali e non ha più nulla a che vedere con quello che si esprime colle curve monospidali derivanti dalle variazioni individuali nelle specie.

La curva C infatti è una linea retta che partendo da un massimo va regolarmente verso il suo minimo. La tendenza che già vedemmo nel gruppo degli esemplari ossigenati, di spostare il massimo di frequenza verso i primi giorni e di avere il minimo di frequenza nell'ultimo è giunta alla sua perfetta espressione in questo gruppo dove non solo il massimo è al primo giorno di schiusura e il minimo all'ultimo, ma dove tutti i termini sono in perfetto ordine di decrescenza.

Che cosa si può dedurre da queste osservazioni?

Non intendo di indagarlo in questa nota ma solamente voglio insistere su alcuni punti più importanti di esse.

La regolarità della curva A può dar ragione a dedurre che non solo la variabilità dei caratteri somatici segue una data legge e che in ogni specie tende a disporsi secondo la curva binomiale, ma che uguale legge seguono i fenomeni dello sviluppo.

Molto probabilmente se invece di avere una curva derivante da 25 schiusure, ne avessimo una dedotta da schiusure più numerose, essa sarebbe ancora più regolare e più vicina alla curva binomiale. Questa variabilità quindi nella lunghezza del periodo di ninfosi non mi sembra debba attribuirsi ad altro che a variazioni individuali.

I dati dello specchietto e la curva B riguardanti gli esemplari sottoposti all'azione dell'ossigeno, ci dicono che questo gas ha prodotto una abbreviazione nella durata della ninfosi, e ciò non tanto facendo schiudere un giorno prima, la prima farfalla, quanto spostando la maggior frequenza delle schiusure verso i primi giorni del periodo di esse schiusure. Se infatti dividiamo questo periodo in tre parti e osserviamo come la frequenza disponga la nascita delle farfalle nella prima delle tre parti (cioè nei primi 2 giorni), vediamo che per le normali sono state 7 e per le ossigenate 9, differenza apprezzabile su 25 esemplari. Nondimeno l'azione dell'ossigeno non ha affatto abbreviato il periodo di schiusura che rimase di 6 giorni.

Da ciò si può dedurre che mentre questo gas ha agito su alcuni esemplari coll'abbreviarne la durata di ninfosi, non ha agito proporzionalmente su altri; perciò invece che venir spostata l'intera curva normale ne ritroviamo una nuova in cui ricercheremo invano la tendenza alla curva binomiale.

L'azione del freddo poi ha dati risultati ben più rimarchevoli. Anzi tutto ha allungata la durata della ninfosi di 6 giorni. Ma perchè di 6 mentre le crisalidi sono state sottoposte all'azione del freddo durante 7 giorni? Io interpreto così questa diversità fra la durata dell'azione del freddo e l'allungamento della ninfosi: credo che tutti i 7 giorni che le crisalidi hanno passato a 0° c. g. siano stati di completa stasi dello sviluppo e che quindi siano da sottrarsi dalla durata dello sviluppo medesimo, ma suppongo che il ritorno dalla temperatura bassa, che teneva sospesa ogni azione vitale, ad una più elevata in cui esse azioni vitali hanno potuto riprendere il loro andamento, abbia prodotto una reazione tale da dar luogo a fenomeni che normalmente sono causati dal calore anzichè dal freddo. Togliendo infatti dalla durata della ninfosi i 7 giorni di

stasi, avremo che essa è stata di 21 giorni e cioè più breve che negli esemplari normali e simile a quella degli esemplari ossigenati. Ma non è solo questo fatto che ci viene rivelato dai dati e dalla curva C. Infatti lo spostamento completo della massima frequenza delle schiusure verso il primo giorno del periodo di apparizione delle farfalle, è un fatto altrettanto importante. Esso ci dimostra raggiunto il fine della tendenza che abbiamo già ritrovata negli esemplari ossigenati.

Vedemmo che nei due primi giorni di schiusura gli esemplari usciti dal bozzolo erano 7 nei normali e 9 negli ossigenati, e ora aggiungeremo che erano 13 negli esemplari sottoposti al freddo. Ed anche in questo caso dobbiamo verificare che il fenomeno non è altro che una grande esagerazione di quello ottenuto coll'azione dell'ossigeno.

L'azione del freddo ha operato sull'ordine della schiusura degli insetti perfetti, fenomeni molto più accentuati ma analoghi a quelli prodotti dall'ossigeno. Infatti confrontando le tre curve A, B, C, vediamo che la curva B si allontana dalla curva normale spostando la frequenza verso sinistra, e avendo un solo minimo a destra, e che la curva C ha raggiunto il suo massimo nella prima classe verso sinistra, il suo minimo nell'ultima verso destra, e che ha riunite queste due per mezzo di classi ordinatamente intermedie.

L'azione dell'ossigeno avea dunque spostati i valori di frequenza ma non avea accorciato il periodo di schiusura degli insetti perfetti; l'azione del freddo invece ha prodotto anche questo fenomeno così che il periodo di schiusura è di soli 5 giorni anziché di 6.

Da ciò si può dedurre che non solamente l'azione del freddo è stata più energica, ma che ha agito con meno irregolarità su tutti gli esemplari a lei sottoposti.

Esposti così, senza deduzioni avventate, i risultati ottenuti sulla durata della vita ninfale, passo ad esporre quali sono i caratteri delle variazioni da me osservate negli insetti perfetti, le cui crisalidi sono state sottoposte all'ossigeno ed al freddo.

Ossigeno — ♂ Presentano nella colorazione i caratteri che abbiamo osservati nelle ♀ normali; sono cioè assai più seuri che i maschi normali, variando appena dal 127 al 132 C. d. C.; hanno lo spazio incluso fra le due linee traversanti l'ala anteriore più scuro del rimanente dell'ala.

L'ala posteriore non è che poco più chiara che l'anteriore e il tono del suo colorito è rossastro anzichè giallo. Le dimensioni sono inferiori a quelle dei ♂ normali.

♀ -- Ali assai più scure che nella forma tipica (vicine al 113 C. d. C. ma più rosse).

Il disegno delle ali anteriori non è mutato. Nelle ali posteriori è visibile una striscia rossastro-ruggine che quando le ali sono spiegate le traversa in senso verticale alla lunghezza del corpo.

Riassumendo l'azione dell'ossigeno è, per questa specie, un fattore di melanismo parziale giacchè rende più intense e più scure le colorazioni normali. Inoltre il maschio assume alcuni caratteri di colorito soliti nelle ♀. Nelle dimensioni si osserva che mentre i maschi sono più piccoli dei ♂ normali, le femmine non hanno subita alcuna riduzione di grandezza.

Freddo — ♂ Nella colorazione hanno subite le medesime variazioni che gli esemplari sottoposti all'ossigeno, solo esse si trovano ancora più accentuate.

Per di più le ali posteriori hanno quella striscia scura che abbiano vista apparire nelle ♀ dell'ossigeno.

Le dimensioni dei maschi sono evidentemente superiori alle normali.

♀ — Sono simili a quelle dell'ossigeno, solo ancora più scure e colla linea traversante l'ala posteriore ancora più evidente. Di dimensione sono, come i ♂, superiori alle normali.

Specchio delle dimensioni

	Normali	Ossigeno	Freddo
♂ Lunghezza totale corpo mm.	14,2—14,5—14,8	12,4—12,9—13,2	14,5—15,2—16
♂ Massima apertura d'ali mm.	29,6—30,3—31,7	28,2—28,7—29	30—32,7—34
♀ Lunghezza totale corpo mm.	15,8—16,3—16,8	16—16,5—16,9	16,8—17—17,8
♀ Massima apertura d'ali mm.	36,1—38—40	36,2—38—39,8	39,2—39,6—40

Nelle qui esposte misure ho messe le dimensioni massime, le minime e quelle che coincidono coll'indice di maggior frequenza.

Consideriamo ora quale sia stata l'azione dei due fattori da noi sperimentati sulla pigmentazione delle farfalle di *M. neustria*. L'ossigeno ha agito come intensificatore di pigmenti ed ha prodotto dei caratteri che si possono dire di semi-melanismo; esso inoltre ha agito più energicamente sui maschi che sulle femmine. Il freddo ha prodotto pure dei caratteri semi-melanici e la sua azione si differenzia da quella dell'ossigeno solamente per la sua maggiore intensità. Se per ragioni fisiologiche si può supporre logicamente che l'azione dell'ossigeno sia simile a quella del caldo, allora ecco che saremo dalle nostre osservazioni portati a dire giusto quanto asserirono FISCHER e RUHMER: che il freddo prolungato produce sulle crisalidi, al punto di vista delle variazioni dell'adulto, la stessa azione che una temperatura elevata. E potremo aggiungere che non solo dal punto di vista delle variazioni somatiche dell'adulto, ma anche dal punto di vista di parecchi altri fenomeni, l'azione del freddo è simile (sebbene non uguale) a quella dell'ossigeno e quindi (?) a quella del caldo.

Questo ho detto solo seguendo logicamente il presupposto della simiglianza d'azione fra il caldo e l'ossigeno, simiglianza che altri hanno sperimentalmente provata.

Ora voglio rilevare che il PIETET sperimentando intorno all'azione dell'alimentazione della larva di questa specie, sui pigmenti dell'insetto perfetto, ottenne come unica variazione dei caratteri di semi-melanismo.

Come spiegare che tre fattori tanto diversi come l'ossigeno, il freddo ed una diversa alimentazione, producano su di una specie lo stesso tipo di fenomeni?

Passiamo ad osservare l'azione dei due agenti coi quali sperimentammo, sulle dimensioni degli insetti perfetti.

Se guardiamo il su riportato specchietto vedremo che l'ossigeno ha prodotti fenomeni diversi sui maschi che sulle femmine. I maschi appaiono molto più piccoli dei normali avendo come media nella lunghezza del corpo mm. 12,8 anziché 14,5, e nell'apertura d'ali 28,6 anziché 30,4; le femmine invece hanno come media gli stessi valori che le ♀ normali.

In questo abbiamo un fatto nuovo (di tipo diverso da quelli qua sopra esposti) quello cioè che uno stesso agente produca effetti diversi su ciascuno dei sessi d'una stessa specie.

In quanto alla diminuzione di statura osservata nei ♂ io non credo affatto che essa possa attribuirsi alla minore durata del periodo ninfale perchè l'abbreviamento di questo fu di poca entità e specialmente perchè gli esemplari che ebbero più breve vita di ninfa furono proprio le ♀ che schiusero quasi tutte prima dei maschi.

Il freddo invece agì, anche per la dimensione, in modo simile sui maschi e sulle femmine. Esso infatti produsse un aumento sensibile nella statura di tutte le farfalle. La media della lunghezza del corpo è nei maschi di mm. 15,2 anzichè mm. 14,5 e nelle femmine di mm. 17,2 anzichè di 16,3 e la media dell'apertura d'ali è nei maschi di mm. 32,3 anzichè di mm. 30,4 e nelle femmine di mm. 39,5 anzichè di mm. 38.

Se confrontiamo ora le modificazioni prodotte dall'ossigeno sulle dimensioni dei maschi, con quelle prodotte dal freddo vediamo che esse sono diametralmente opposte.

Ciò mi pare di grande importanza perchè dimostra che due fattori i quali producono simili variazioni su di un grande numero di caratteri (periodo ninfale?, ordine di schiusura, pigmentazione) possono essere causa di fenomeni opposti in un altro carattere. (statura).

Così ho finito l'esposizione delle mie osservazioni intorno alla *M. neustria*.

Come spiegare ora tutto ciò?

Perchè le azioni di fattori diversi danno tanti fenomeni dello stesso tipo?

Perchè uno stesso fattore produce fenomeni diversi secondo il sesso nella medesima specie?

Perchè due fattori che hanno dato luogo a tanti fenomeni simili ne producono essi uno opposto in rapporto a qualche carattere?

Tali domande sono gravi ed importanti nè posso tentare di risolverle; mi contento solamente di osservare che se si ammette che le variazioni prodotte derivano direttamente ed esclusivamente dall'azione del fattore esterno, allora esse dovranno con tutta probabilità rimanere quesiti insoluti. E mi pare superfluo dimostrare che i fatti ora osservati (come infiniti altri) non paiono conciliabili

con una concezione quasi puramente fisica dell'azione dei fattori esterni.

Fatti derivanti da numerosissime esperienze dei moderni zoologi, come quei pochissimi qua sopra esposti, danno modo di supporre che per ogni carattere siano latenti nell'organismo, secondo la sua costituzione, tendenze a reagire in certe date direzioni.

Se questa concezione fosse tale da poter essere accettata, allora ci si potrebbe spiegare come lo *choc* prodotto dalla modificazione dell'ambiente normale, anche in causa di due fattori diversi, serva da determinante al passaggio da potenza in atto di alcune tendenze reattive preesistenti, simili tra loro.

E inoltre si potrebbe facilmente spiegare come in alcuni caratteri siano diverse le tendenze reattive dell'organismo maschile da quelle del femminile, e quindi diversi i risultati prodotti da uno stesso agente.

E da ultimo, essendosi ammessa una tendenza reattiva quasi indipendente per ogni carattere, ci si spiegherebbe senza difficoltà come due fattori abbiano determinato in uno certo numero di caratteri, moti reattivi simili, mentre in altri hanno risvegliato ciasenno una diversa tendenza potenziale.

Non dico questo per appoggiare una ipotesi (che non è certo nuova), ma solo per esporre il ragionamento che è stato a me necessario di fare per spiegarmi i fatti succitati e tanti altri. Vi saranno molte maniere ancora d'interpretare gli stessi fatti ma non vedo come vi possa esser modo di interpretarli colla sola ipotesi dell'azione diretta fisico-chimica dell'agente esterno.

Dall'Istituto Zoologico della R. Università, Bologna 15 Luglio 1912.

Bibliografia

1903. Agassiz — Étude sur la coloration des ailes des papillons: *Lausanne*.
1903. Bachmetyew — Das vitale Temperaturminimum bei Insekten: *Zeit. Deut. Ent. Soc.* 15 Bd. p. 41.
1893. Bataillon — La métamorphose du ver à soie et le déterminisme évolutif: *Bull. Sc. France et Belgique*, Tome 25. p. 18.
1900. — — La théorie de la métamorphose de M. Ch. Pérez: *Bull. Soc. Ent. France*, p. 58.
1900. — — Le problème des métamorphoses: *C. R. Soc. Biol. Paris*, Tome 52, p. 214.
1907. Beebe, W. — Geographic variation in Birds with especial reference to the effects of umidity: *New York Z. Soc.* Vol. 1, N. 1.
1903. Belliard, H. — Contribution à l'étude de la formation et de la matière colorante des ailes des Lepidoptère: *Feuille Jeunes Nat.* Tome 23, p. 141, 161.
1911. Cavazza, F. — Studio di sistematica sperimentale sulle variazioni della *Coturnix coturnix*: *Arch. Z. Ital.* Vol. 54, p. 29.
1880. Colasanti, G. — Gli effetti del freddo sulla crisalide e la farfalla del *Bombyx mori*, Esperienza: *Accad. Medica Roma*, Seduta 29 Giugno.
1901. Chodkowski, N. — Sur quelques variations artificielles de *Vanessa urticae*: *Ann. Soc. Ent. Franc.* Tome 70, p. 174.
1899. Crampton, H. E. — An experimental study upon Lepidoptera: *Arch. Entwicklungsmech.* 9 Bd. p. 293.
1893. Dixey, Fr. A. — On the philogenetic significance of the variations produced by difference of Temperature in *Vanessa atalanta*: *Trans. Ent. Soc. London*, p. 69.
1879. Dorfmeister, G. — Ueber den Einfluss der temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietatens. *Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, Graz*, Abth. 1872, p. 3.
1875. Edwards, W. H. — An abstract of Dr Aug. Weismann paper on the season-dimorphism of Butterflies to which is appended a statement of some experiments made upon *Papilio agax*: *Canad. Ent.* Vol. 7, p. 228.
1906. Federley, H. — Lepidopterologische Temperatur experimente, mit besondere Berücksichtigung der Flügelschuppen: *Helsingfors*.
1895. Fischer, E. — Transmutation der Schmetterlingen infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylognese der Vanessen: *Zurich*.

1903. Frings, C. — Bericht über meine Temperatur-Versuche in den Jahren 1903: *Soc. Ent. Berlin*, 19 Bd. p. 137.
1902. Linden, M. — Morphologische und physiologische Ursache der Flügelzeichnung und Färbung der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Schmetterlinge: *Verh. V. Zool. Congr.* p. 831.
1904. — — Die Ergebnisse der experimentellen Lepidoptereologie: *Biol. Centralbl.* 24 Bd. p. 615.
1906. — — Der Einfluss des stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf die Flügelfärbung und Zeichnung des Falters: *Archiv. Russen. Gesellsch. Biologie*, 1 Bd. 4 Heft. p. 477.
1909. — — Eine Bestätigung der Möglichkeit Schmetterlingspuppen durch Kohlensäure zu masten: *Arch. Anat. Physiol. Abth.* p. 34.
1893. Luciani, L. — Lomonaco, D. — Sui fenomeni respiratori delle crisalidi del Bombyce del gelso: *Atti Accad. Georgofili, Firenze*, Vol. 15, p. 12.
1898. Marshall, S. A. K. — Seasonal dimorphism in Butterflies of the genus *Pieris*: *Ann. Mag. Nat. Hist.* (7) Vol. 2. p. 30.
1890. Merrifield, F. — Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all their stages: *Trans. Ent. Soc. London*, p. 131.
1891. — — The effects of temperature on the colouring of *Vanessa urticae* and certain other species of Lepidoptera: *Trans. Ent. Soc. London*, Vol. p. 33.
1891. — — Conspicuous effects on the markings and colourings of Lepidoptera caused by exposure of the pupae to different temperature conditions: *Trans. Ent. Soc. London*, Vol. p. 155.
1893. — — The effects of the temperature in the pupal stage on the colouring of *Pieris napi*, *Vanessa atalanta*, *Chrysophanus phylas* and *Ephyra punctaria*: *Trans. Ent. Soc. London*, Vol. p. 55.
1893. Oberthür, Ch. — Observations sur les lois qui régissent la variations chez les Insectes Lépidoptères: *Feuille Jeunes Natur.* Vol. 24, p. 2.
1909. Prochow, O. — Wesen und Ursache des Albinismus bei den Lepidopteren: *Ent. Zeitsch. Stuttgart*, 23, Bd. p. 45.
1898. Ruhmer, S. W. — Wie entsteht *Araschnia levana* ab *porima* in der Natur: *Entom. Nachr.* 24 Jahrg. p. 353.
1898. — — Die Uebergänge von *Araschnia levana* L. zum varietas *prosa* L. und die bei des Zucht auszuwenden de Kältemenge: *Ent. Nach.* 24 Jahrg. p. 37.
1909. Soloviev, P. — Der Einfluss der temperatur auf die Färbung der Schmetterlinge: *Naturfreund St. Petersburg*, 4 Bd. p. 161.
1895. Standfuss, M. — On the causes of variation and coloration in the imago stage of Butterflies with suggestion on the etablissement of new species: *Entomologist*, Vol. 28, p. 69, 102, 142.

1876. W e i s m a n n , A. — Studien zur Descendenz-Theorie. I Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge: *Leipzig*.
1876. — — Studien zur Descendenz-Theorie. II Die Entstehung der Zeichung bei den Schmetterling-Raupen: *Leipzig*.
1895. — — Neue Versuche zum Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge: *Z. Jahrb.* 8 Bd. p. 611.



Intorno al così detto « punto nero » del *Gastropteron Meckeli* KOSSE

N o t a

del

Dott. Antonino Jacino

con la tavola 12
ed una incisione

Col nome di *punto nero* è stata designata dal VAYSSIÈRE (1880) nel *Gastropteron Meckeli* KOSSE una piccola macchia di color nero seppia situata in vicinanza dell'ano (Fig. 1), e precisamente in quella regione del corpo delimitata in alto dal mantello, in basso e in dietro dalla papilla anale e innanzi e in basso dalla branchia.

Il VAYSSIÈRE nel 1880 descrisse erroneamente questo « punto nero » come l'orifizio del rene definitivo: ma il KOEHLER nel 1893 dimostrò invece che esso non ha niente da fare col rene, essendo un sacco a sè, con un semplice sbocco all'esterno. Però, quantunque il KOEHLER abbia fatto una descrizione piuttosto minuziosa del suddetto punto nero, non arrivò a riconoscerne nè la vera struttura nè le omologie.

Più tardi il MAZZARELLI (1904), in seguito alle sue ricerche sul rene secondario delle larve degli Opistobranchi, emise l'ipotesi che tale sacco del *Gastropteron* non fosse altro se non il rene secondario larvale persistito nell'adulto, e promise che sarebbe ritornato ancora sull'argomento. Ma egli invece volle ora affidare a me l'incarico di studiare la quistione, fornendomi anche il materiale necessario.

Dalle mie osservazioni risulta quanto segue:

Il *punto nero*, come è stato già detto, è una piccola macchia di color nero seppia che nel *Gastropteron* si trova in vicinanza dell'ano (Fig. 1). Esso è poco visibile a occhio nudo, perchè di piccola mole, il suo massimo diametro, lungo la linea *e-f* dello schema riportato nel testo misura presso a poco 70 μ , mentre il

minimo diametro sulla linea *a-b* è di circa 56 μ . Queste dimensioni non sono però molto esatte, potendo esse variare di pochi millimetri secondo la grandezza dell'individuo.

La forma del piccolo organo è simile a quella di una storta; con la bozza rivolta in alto e il collo in basso e all'esterno, che ne costituisce il condotto escretore. Sezionando la regione del corpo del *Gastropteron* dove si trova situato il punto nero, e osservando a piccolo ingrandimento (Fig. 3) si vede bene in alto il mantello, a sinistra e in basso la branchia, a destra il rene e nel mezzo l'organo in parola, molto evidente per il pigmento di cui è circondato. Da questa figura, come dalla Figura 4, si può bene rilevare come il punto nero è vicinissimo alla parete renale, e da ciò è facile comprendere come esso in seguito ad osservazioni soltanto macroscopiche fosse stato scambiato per l'orifizio del rene definitivo.

Nella Fig. 4, corrispondente sulla linea *a-b* (vedi *Figura* nel

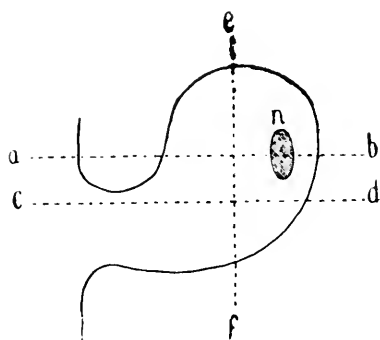


Figura schematica del cosiddetto punto nero: *n* - nucleo.

testo), si nota un forte pigmento nel connettivo circostante, un po' più spesso, e internamente una fine massa citoplasmatica con un grosso vacuolo pressochè centrale. Tale citoplasma, che può presentarsi anche sotto forma di sottile reticolato, è appena più addensato verso la parte interna dove notasi un grosso nucleo di forma ovale col suo massimo diametro disposto dall'alto in basso come quello dell'organo stesso, e misurante circa 20 μ .

Nella Fig. 2, corrispondente sulla linea *c-d* (vedi *Figura* nel testo), si notano parecchie gocce di muco, di cui due molto grosse, circoscritte sempre dal pigmento, e qualche tramezzo di citoplasma. Quello che si vede bene in detta figura è lo sbocco esterno, formato da un canale costituito di cellule dell'epitelio epidermico invaginato.

Da quanto ho detto fin qui e dalle figure riportate risulta chiaro come il detto punto nero non sia altro che un organo costituito da una sola cellula, la quale presenta un grosso nucleo situato in fondo alla medesima, un citoplasma più denso attorno al nucleo, e talvolta fibrillare, un grosso vacuolo pressochè centrale e delle

gocce di muco situate verso la parte inferiore, ed ha il suo sbocco in una lieve introflessione dell'ectoderma.

Tutto questo, tranne la menzionata lieve introflessione, che può essere secondariamente apparsa, corrisponde così esattamente al rene secondario delle larve degli Opisthobranchi di tipo unicellulare descritto nel 1902 e nel 1904 dal MAZZARELLI (v. Fig. 5 e 6) che io non esito a ritenere che il punto nero del *Gastropteron* non sia altro che il rene secondario della larva persistito nell'animale adulto, tanto più che i rapporti anatomici con altri organi e la sua posizione sono affatto identici a quelli più volte descritti dal MAZZARELLI per il rene secondario degli Opisthobranchi (1892, 1902, 1904).

Circa alla eventuale attività funzionale di detto organo nell'adulto poco saprei dire: tuttavia la presenza in esso constatata della discreta quantità di goccioline di muco su menzionate fa pensare che esso funzioni ancora in qualche modo, ma tale funzione, evidentemente molto limitata per la piccolezza dell'organo, forse non è nemmeno più quella originaria (escretoria), senza che ci sia dato per altro di precisarla.

Pavia, Istituto Zoologico della R. Università, Luglio 1912.

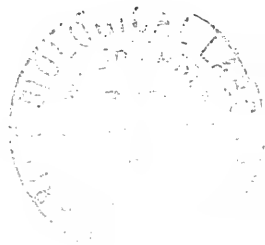
Bibliografia

1880. Vayssi re, A. — Recherches anatomiques sur le mollusques de la famille des Bullid s: *Bibl. Ecol. Haut.  tud.* Tome 20, Art. 2, p. 1.
1892. Mazzarelli, G. — Intorno al preteso « occhio anale » delle larve degli Opistobranchi: *Rend. Accad. Lincei* (5) Vol. 1, p. 103.
1893. Koehler, Aug. — Beitr ge zur Anatomie der Gattung *Siphonaria*: *Z. Jahrb. Morph. Abth.* 7 Bd. p. 1.
1902. Mazzarelli, G. — Ricerche intorno alla struttura delle larve libere dei Gasteropodi Opistobranchi: *Rend. Ist. Lombardo* (2) Vol. 35, p. 715.
1904. Mazzarelli, G. — Contributo alla conoscenza delle larve libere degli Opistobranchi: *Arch. Zool. Ital.* Vol. 2, p. 19, Tav. 2-4.

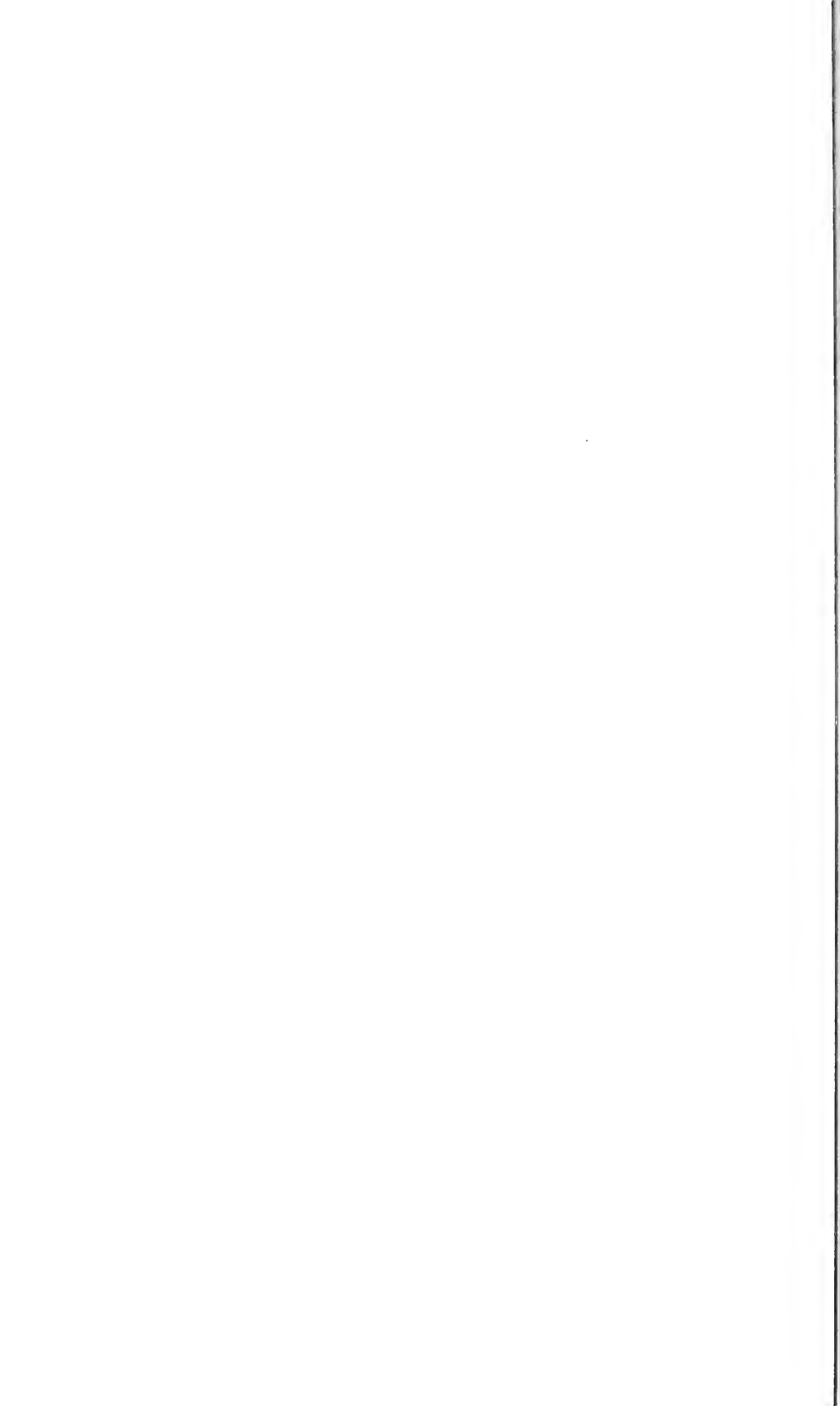
Spiegazione della Tavola 12.

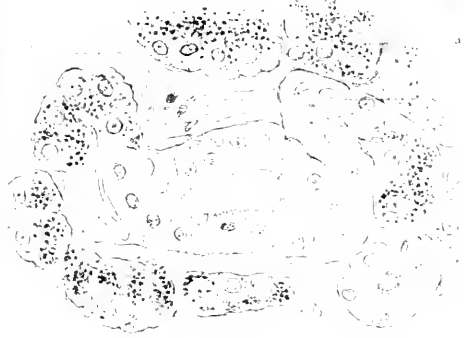
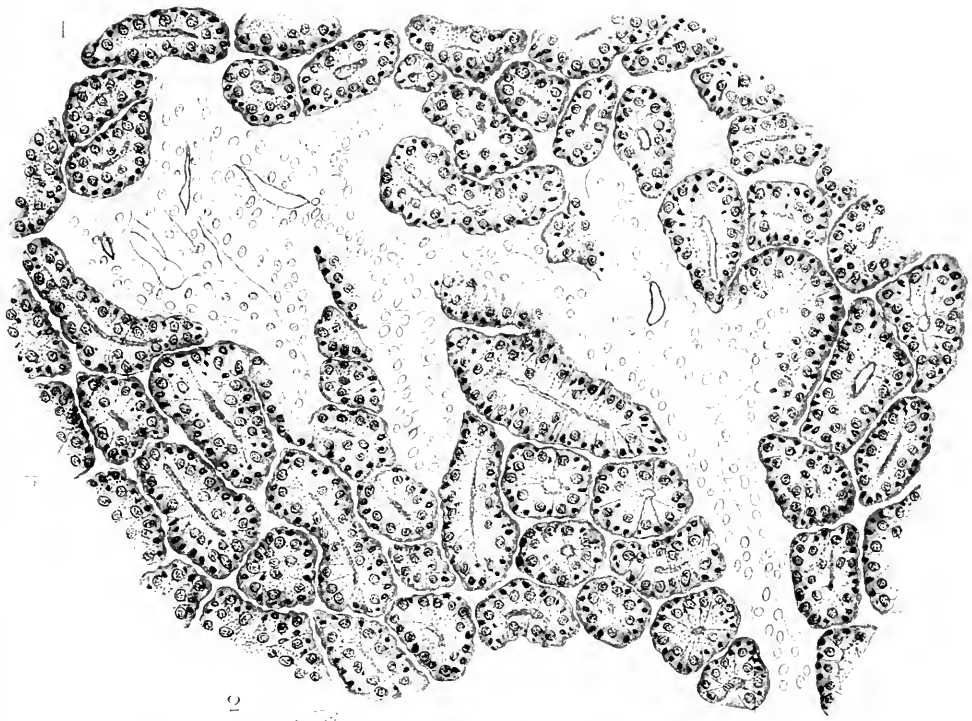
Il materiale, fissato in sublimato al 5 $\frac{0}{10}$, venne colorato sulle sezioni con emallume.

- Fig. 1. — Topografia del punto nero. Microscopio binoculare; Oc. 2, Obb. n°.
» 2. — Sezione sagittale del punto nero in corrispondenza del condotto escretore. $\times 525$
3. — Sezione frontale della cavità palliale del *Gastropteron* in corrispondenza del punto nero. $\times 36$.
4. — Sezione del punto nero verso il fondo del sacco. $\times 525$.
5. — Sezione sagittale del rene secondario unicellulare di *Pleurobranchaea Meckeli* (riprodotta dalla figura 65 del MAZZARELLI, 1901).
» 6. — Sezione trasversa del rene secondario unicellulare di *Pleurobranchaea Meckeli* (riprodotta dalla figura 66 del MAZZARELLI, 1901).

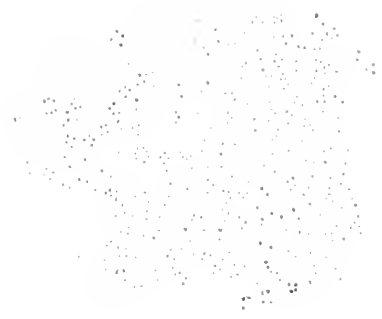


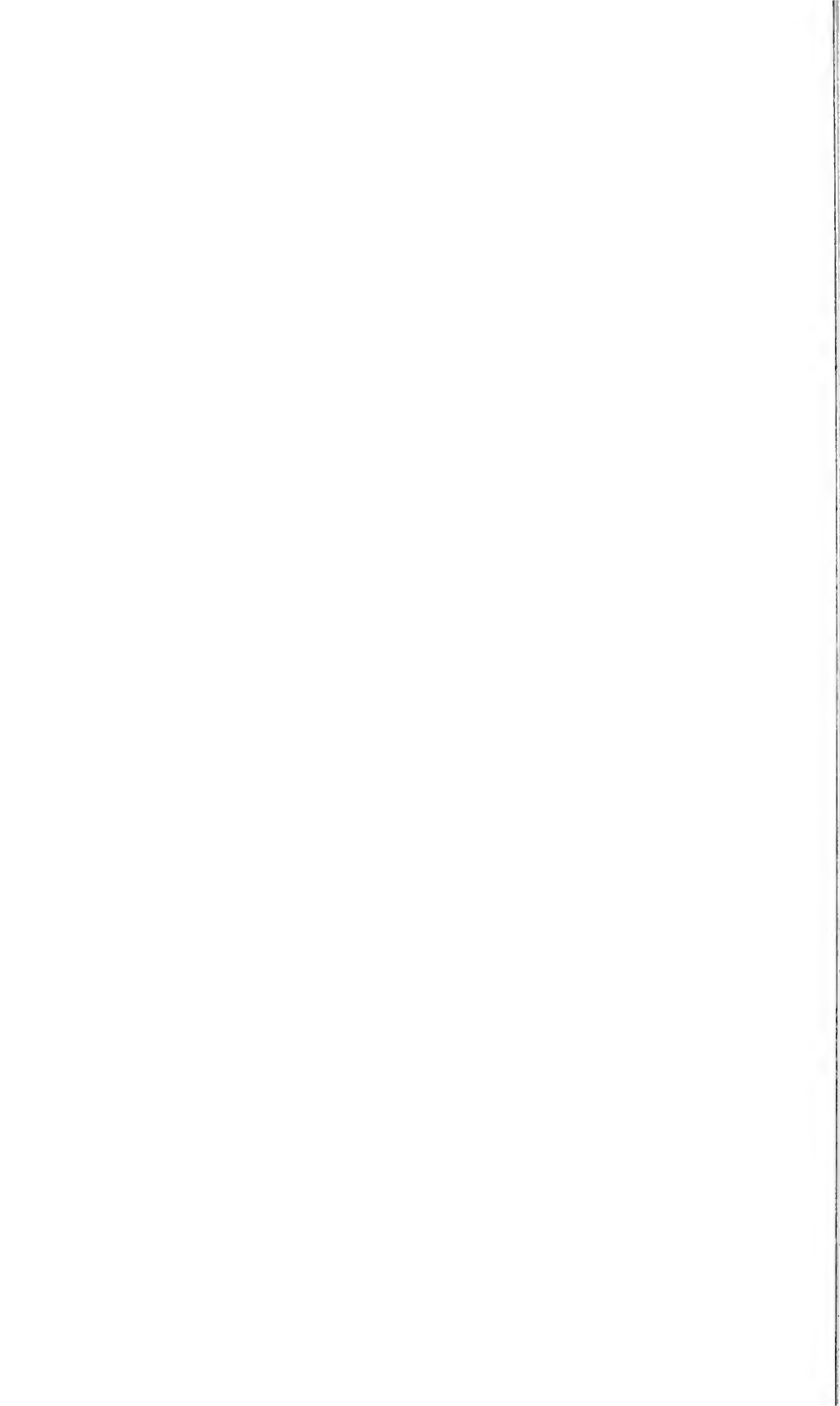




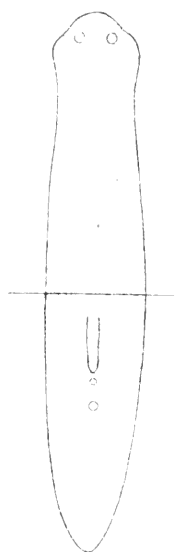




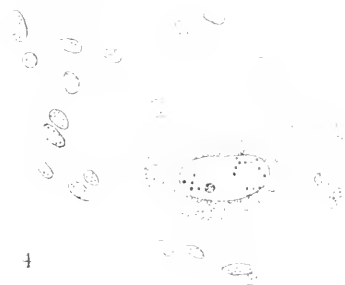




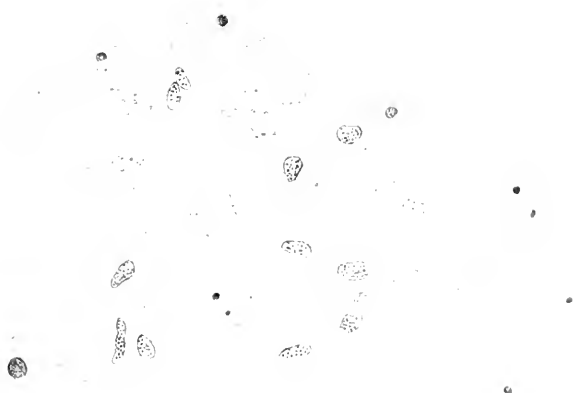
1



3

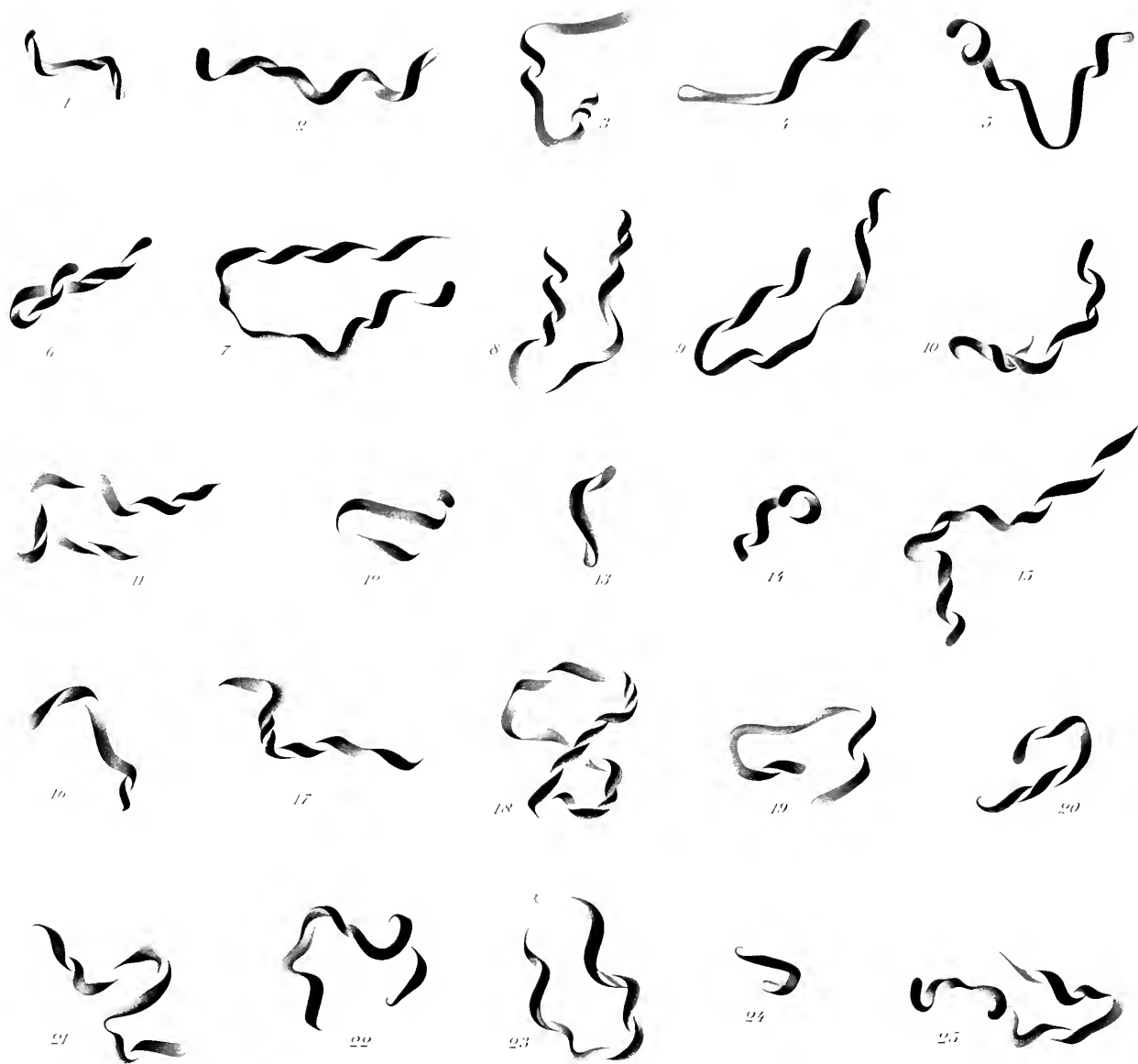


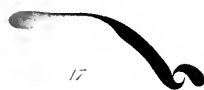
4

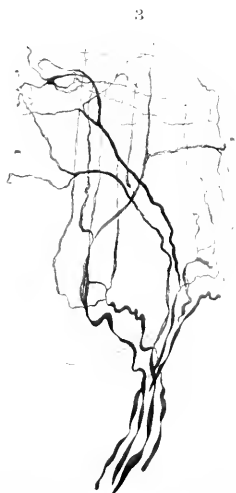
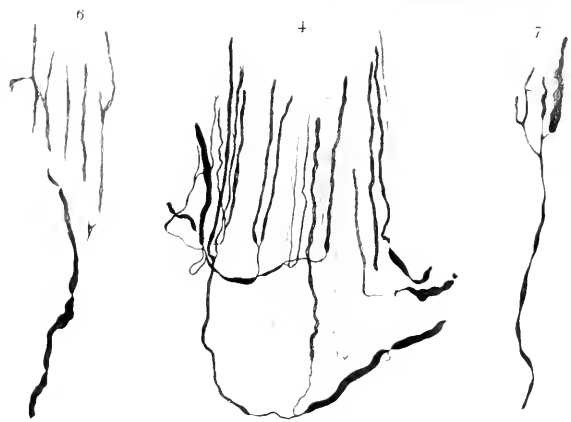


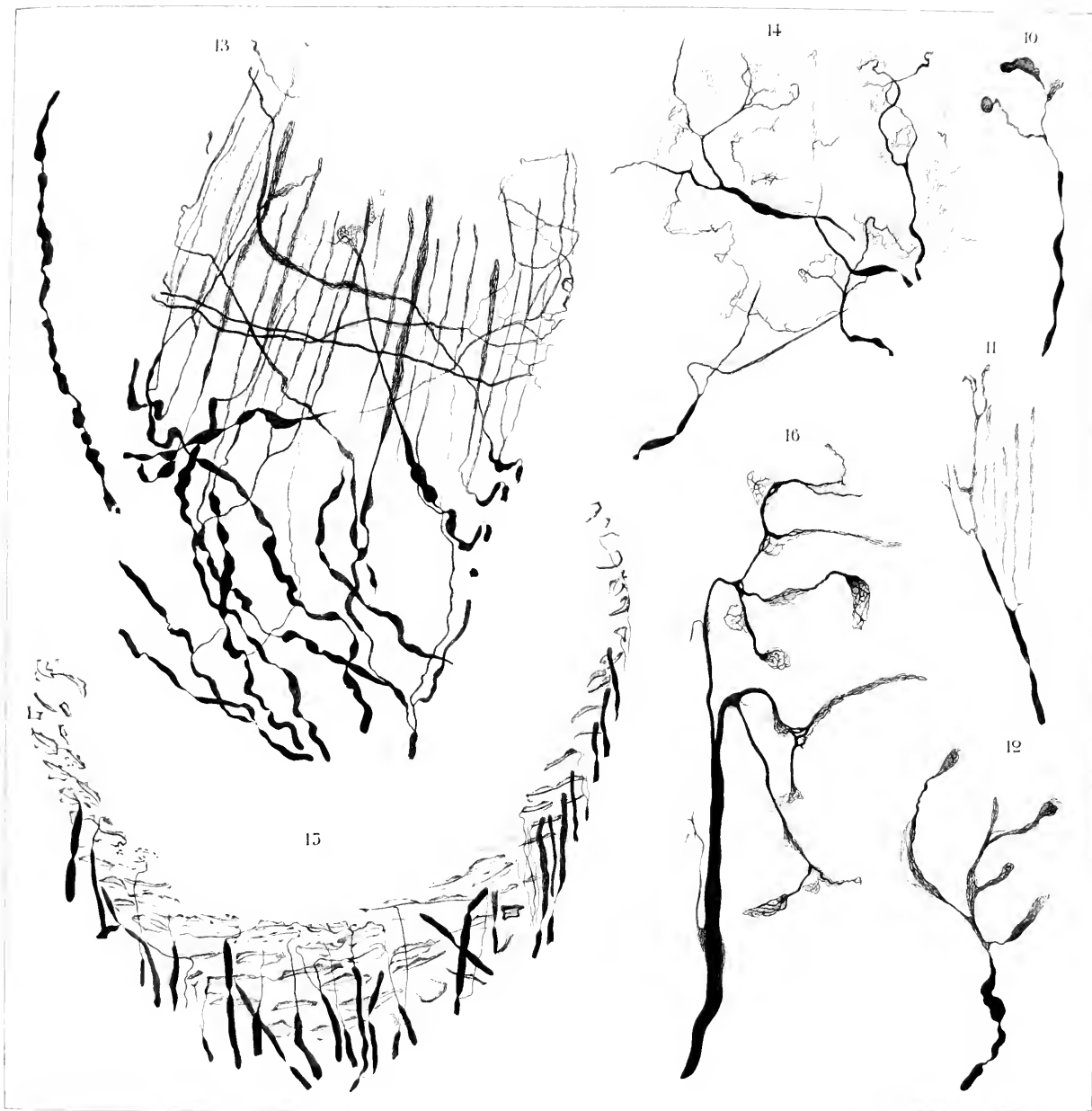
2

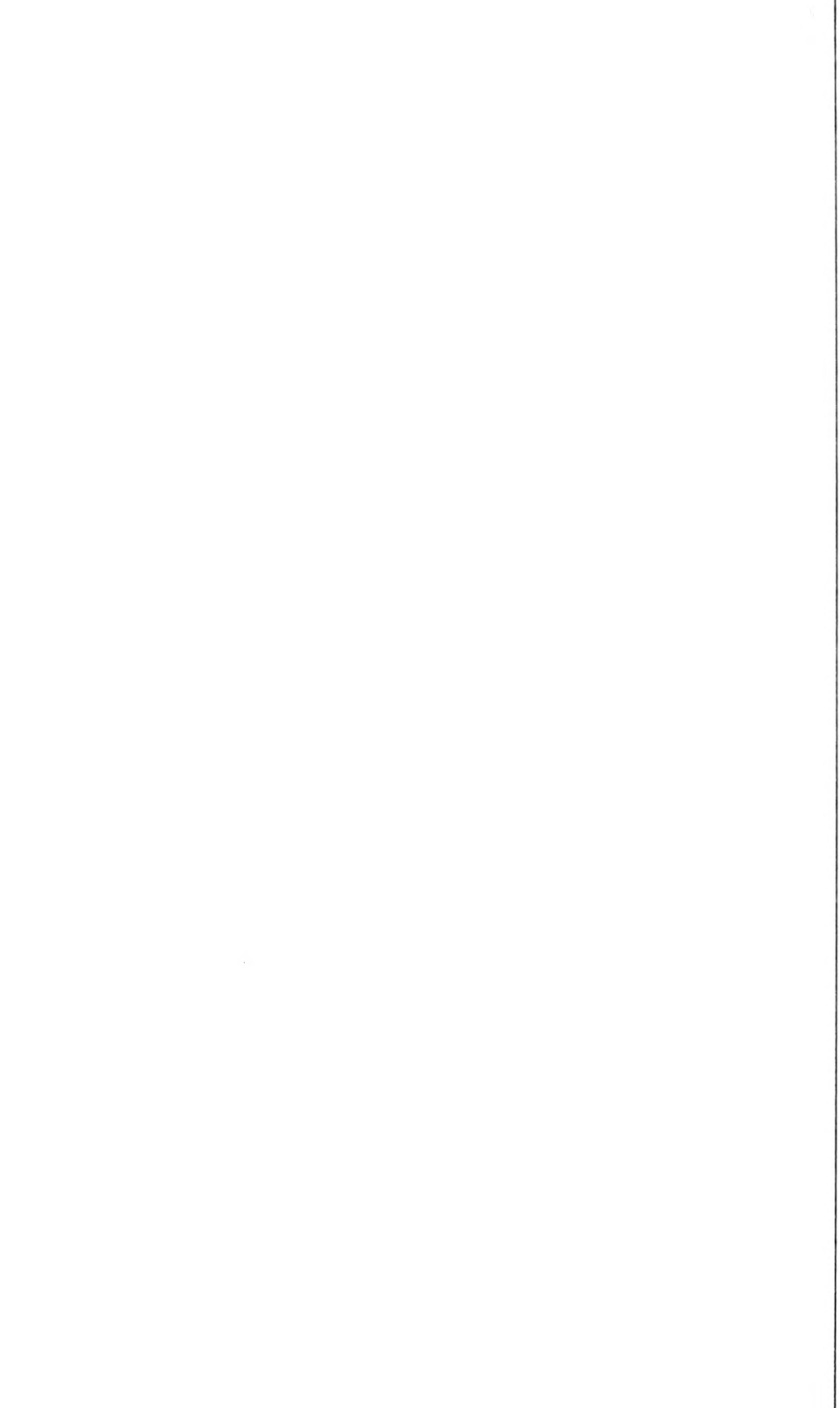


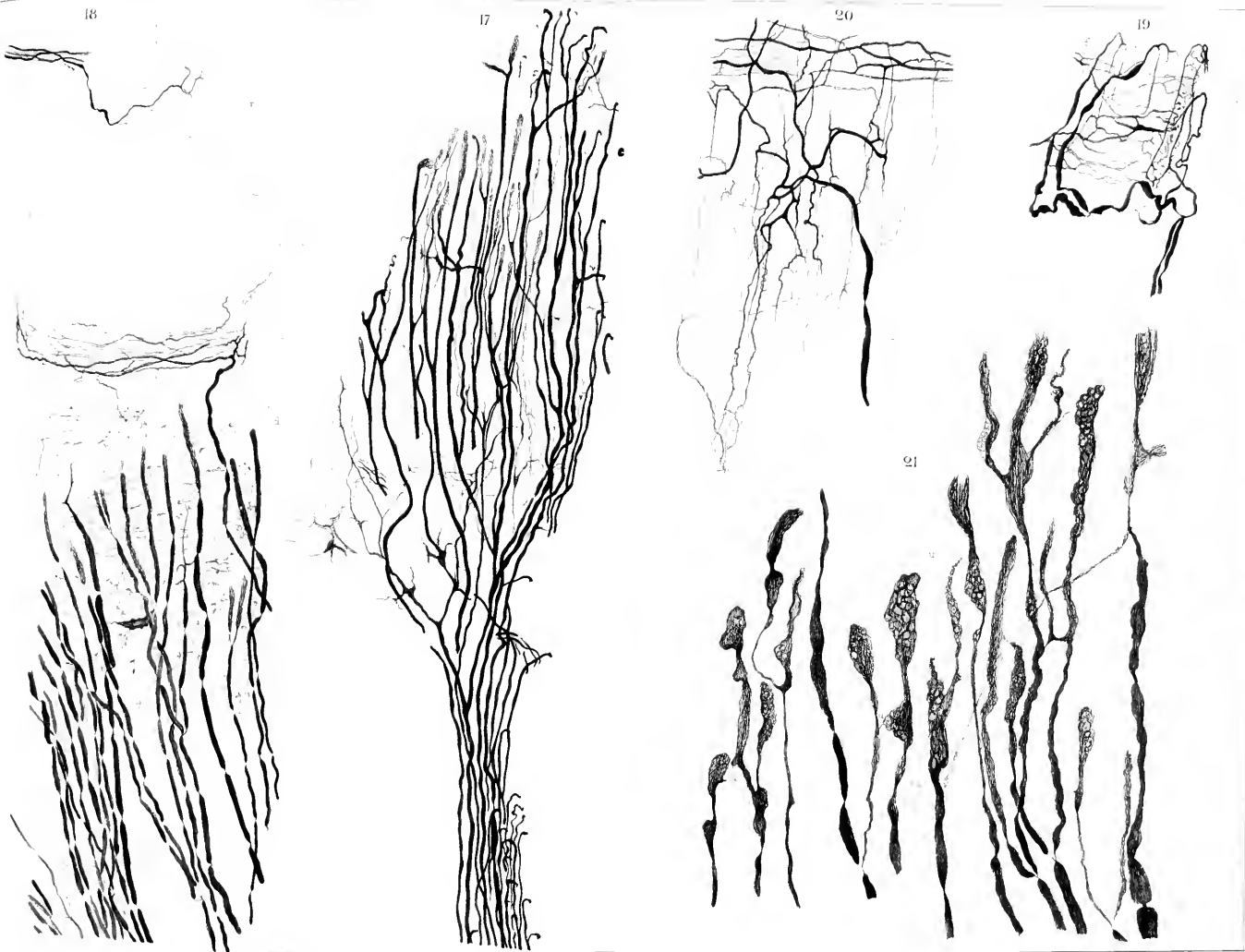


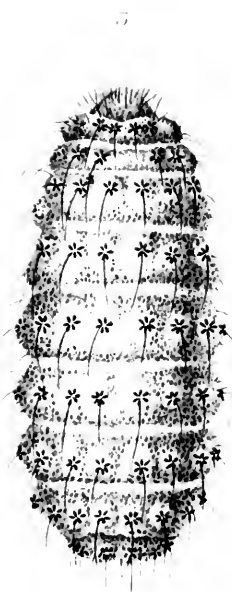
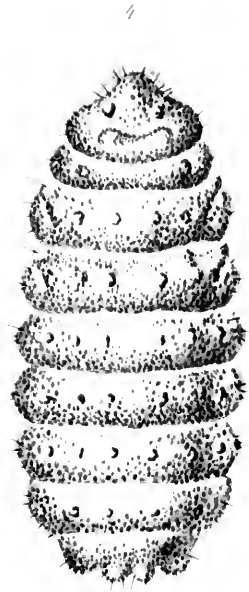
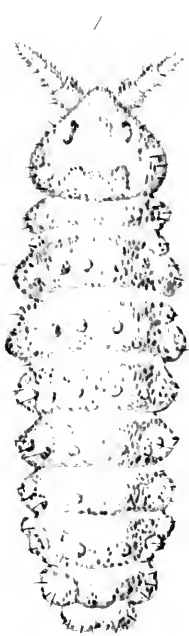






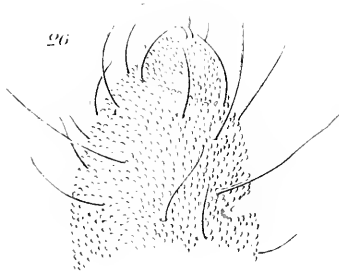
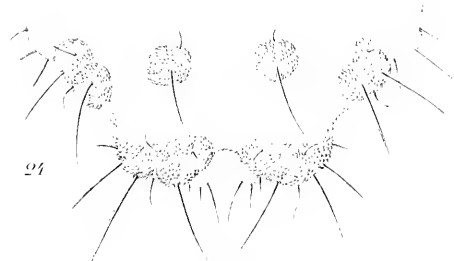
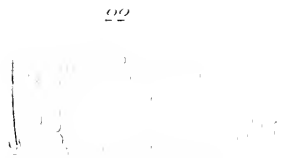
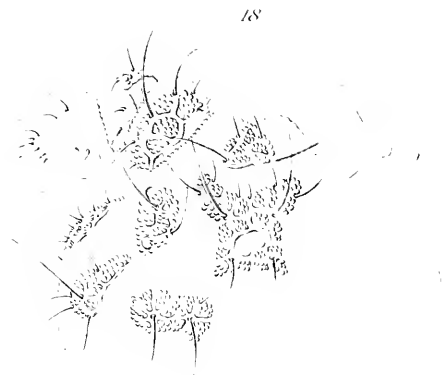














1



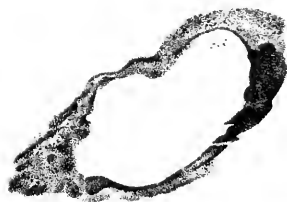
2



3



4



5



6



ARCHIVIO ZOOLOGICO ITALIANO

PUBBLICATO SOTTO GLI AUSPICI DELLA

UNIONE ZOOLOGICA

PER CURA

DEL COMITATO DI REDAZIONE

REDATTORE

D.^r Fr. Sav. Monticelli

Prof. ord. di Zoologia nella R. Università di Napoli

VOLUME VI.

CON 12 TAVOLE E 76 FIGURE NEL TESTO

per l'Italia

R. MARGHERI

Libreria Nuova

GALLERIA UMBERTO I
NAPOLI

per l'Estero

OSWALD WEIGEL

Verlag und Buchhandlung

KÖNIGSTRASSE 1.
LEIPZIG

NAPOLI

R. TIPOGRAFIA FRANCESCO GIANNINI & FIGLI

Cisterna dell'Olio

1912

INDICE

Art. 1. - Cotronei G. — Sulla morfologia comparata del tessuto insulare del pancreas. Sulla questione di un suo equivalente nel pancreas dei Cheloni - Tav. 1	pag. 1
» 2. - Monti A. — Sopra un caso di ovari diffusi in un triclade, dovuto probabilmente al parassitismo di uno Sporozoo. - Tav. 2	» 21
» 3. - Monti A. — La rigenerazione degli ovari nelle Planarie. - Tav. 3.	» 27
» 4. - Della Valle P. — La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. - Tav. 4-5 con 75 figure nel testo e 9 diagrammi	» 37
» 5. - Stefanelli A. — Sulle espansioni nervose dei peli tattili. - Tav. 6-8.	» 325
» 6. - Caroli E. — Contribuzioni alla conoscenza dei Collemboli italiani. — I. La tribù degli <i>Achorutini</i> CB. (1906). - Tav. 9-11	» 349
» 7. - Cavazza F. — Esperienza intorno all'effetto del freddo prolungato e dell'ossigeno sulla crisalide della <i>Malacosoma neustria</i> L.	» 375
» 8. - Jacino A. — Intorno al cosiddetto punto nero del <i>Gastropheron Meckeli</i> Kösse. - Tav. 12 ed una figura nel testo	» 393

Gli Autori avranno gratis n.º 50 estratti dei lavori pubblicati nell' Archivio; potranno richiederne un numero maggiore a proprie spese.

COMITATO DI REDAZIONE

Dott. C. BELLOTTI, Prof. C. CATTANEO, Prof. C. EMERY, Prof. FR. SAV. MONTICELLI, Prof. C. PARONA, Prof. D. ROSA

Per la pubblicazione dei lavori dirigersi al COMITATO DI REDAZIONE

Estratto dallo Statuto e dal Regolamento

DELLA

UNIONE ZOOLOGICA ITALIANA

FONDATA NEL 1900

STATUTO

ART. 1º — È fondata un'associazione allo scopo di promuovere e diffondere la Zoologia intesa nel suo più ampio significato; di agevolare i rapporti tra i cultori di questa scienza e difenderne gli interessi nell'insegnamento.

Essa prende il nome di UNIONE ZOOLOGICA ITALIANA.

ART. 2º — Il numero dei Soci dell'Unione è illimitato.

ART. 3º — La qualità di Socio si acquista con la proposta fatta da due Soci e coll'approvazione del Consiglio direttivo.

ART. 1º — La quota sociale è fissata in Lire **cinque**, da pagarsi entro il primo trimestre dell'anno, anche per esazione postale.

È socio *perpetuo* chi versa, in una sola volta, lire **cento**.

Oltrechè *perpetuo* diviene socio *benemerito* se la somma che versa si eleva a lire **cinquecento**.

Le due ultime annualità già versate si computano nella somma per diventar socio *perpetuo*, o *benemerito*.

(segue in 3.ª pagina della copertina)

ART. 5° — L'Unione ha un Consiglio direttivo che si compone: di un Presidente, due Vice-presidenti, un Segretario, un Cassiere-economo ed un Vice-Segretario.

Le funzioni del Consiglio sono gratuite.

ART. 10° — L'Unione non ha sede fissa.

Si raccoglie una volta all'anno in Assemblea ordinaria, ed eventualmente in Assemblea straordinaria, sempre che il Consiglio lo crederà opportuno.

ART. 13° — L'Unione pubblica annualmente un *Rendiconto* delle sue adunanze, contenente gli atti sociali ed i processi verbali delle Assemblee, nonché un sunto dei lavori presentati nei convegni annuali ¹⁾.

Ogni socio ha diritto ad una copia del *Rendiconto*.

L'Unione si riserva inoltre di fare quelle pubblicazioni di *Memorie* scientifiche che i suoi mezzi permetteranno.

REGOLAMENTO

Titolo II. — SOCI

1. — Possono appartenere all'Unione tutti coloro, italiani o stranieri, che s'interessano di Zoologia, intesa nel suo più largo significato.

2. — Chi desidera far parte dell'Unione deve farsi presentare da due Soci mediante lettera indirizzata al Presidente.

Questi comunicherà la domanda al Segretario ed il richiedente sarà senz'altro ammesso come Socio. Il Consiglio, nella sua prima adunanza, ratificherà l'ammissione. Il Segretario invia al nuovo socio lettera di nomina, firmata da lui e dal Presidente.

3. — L'impegno di Socio s'intende preso per un anno sociale, che coincide coll'anno solare.

Volendo cessare di appartenere all'Unione, deve si trasmettere la dimissione scritta entro il mese di ottobre al Segretario, che la comunicherà al Presidente e ne informerà il Cassiere-economo. In caso contrario l'obbligo continuerà per tutto l'anno successivo.

Titolo IV — ASSEMBLEE

1. — L'Unione, nelle Assemblee, tiene due serie di sedute: quelle scientifiche (pubbliche) e quelle amministrative (private).

Nelle pubbliche vengono fatte le comunicazioni scientifiche, e dettate le conferenze.

Nelle amministrative si procede: alla designazione della località e del tempo in cui si terrà l'Assemblea nell'anno successivo; alla elezione delle cariche ed alla amministrazione della Unione.

Consiglio direttivo dell'Unione Zoologica Italiana per il 1912

Prof. Dante Bertelli

— (*Padova*) PRESIDENTE

Prof. Filippo Silvestri

— (*Portici*) VICE-PRESIDENTE

Prof. Fr. Sav. Monticelli

— (*Napoli*) SEGRETARIO

Prof. Alessandro Ghigi

— (*Bologna*) VICE-SEGRETARIO

Prof. Umberto Pierantoni

— (*Napoli*) CASSIERE-ECONOMO

1) L'organo ufficiale dell'Unione Zoologica italiana è:

L' ARCHIVIO ZOOLOGICO ITALIANO

è in vendita:

per l'Italia: rappresentante e commissionaria la « Libreria nuova »

RICC. MARGHERI

Napoli, Galleria Umberto I

per l'Estero: rappresentanza e commissione presso la libreria

OSWALD WEIGEL

Leipzig - Königstrasse 1 - Leipzig

RENDICONTI

DEI

CONVEGNI DELL' UNIONE ZOOLOGICA ITALIANA

- PAVIA — 23-25 Aprile 1900 (FONDAZIONE DELL' UNIONE ZOOLOGICA)
Monit. Zool. Ital. — Anno X, 1900, N. 4 [*esaurito*].
- BOLOGNA — 24-27 Settembre 1900. — 1.^a Assemblea ordinaria.
Monit. Zool. Ital. — Anno XI, 1900, N. 12, Suppl.^{to}
- NAPOLI — 10-13 Aprile 1901. — 2.^a Assemblea ordinaria.
Monit. Zool. Ital. — Anno XII, 1901, N. 7-8.
- ROMA — 31 Ottobre-3 Novembre 1902 — 3.^a Assemblea ordinaria.
Monit. Zool. Ital. — Anno XIII, 1902, N. 12, Suppl.^{to}
- RIMINI — 14-16 Settembre 1903 — 4.^a Assemblea ordinaria.
Monit. Zool. Ital. Anno XIV, 1903, N. 12, Suppl.^{to}
- PORTOFERRAIO — 15-19 Aprile 1905 — 5.^a Assemblea ordinaria.
Monit. Zool. Ital. Anno XVI, 1905, N. 7-8 [*esaurito*].
- BORMIO — 31 Agosto-4 Settembre 1908 — 8.^a Assemblea ordinaria.
Monit. Zool. Ital. Anno XX, 1909, N. 2-3 [*esaurito*].
- NAPOLI — 12 Settembre 1910 — 9.^a Assemblea ordinaria.
Monit. Zool. Ital. Anno XXI, 1910, N. 11-12.
- PISA — 9-12 Aprile 1912 — 10.^a Assemblea ordinaria.
Monit. Zool. Ital. Anno XXIII, 1912, N. 9-10
- In vendita a L. 10. ciascuno presso la segreteria dell'Unione.
-

Prezzo di abbonamento
all' Archivio Zoologico Italiano
L. 40 al Volume

AVVISO IMPORTANTE

Date le attuali condizioni del mercato librario e tipografico tutti i prezzi indicati sui volumi finora pubblicati (I-X) sono aumentati del 75 %.

WH 18PM J

